

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Э. МЮЛЛЕР, В. ЛЕФФЛЕР

МИКОЛОГИЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»

MYKOLOGIE

**GRUNDRIß FÜR NATURWISSENSCHAFTLER
UND MEDIZINER**

Emil Müller · Wolfgang Loeffler
5., durchgesehene Auflage
188 Abbildungen, 31 Tabellen

1992
Georg Thieme Verlag Stuttgart New York

Э. М Ю Л Л Е Р, В. Л Ё Ф Ф Л Е Р

МИКОЛОГИЯ

Перевод с немецкого
канд. биол. наук
К. Л. Тарасова



МОСКВА «МИР» 1995

ББК 28.4 + 28.591

М98

УДК 582.28

Мюллер Э., Лёффлер В.

М98 Микология: Пер. с нем.— М.: Мир, 1995.— 343 с., ил.
ISBN 5-03-002999-0

Книга швейцарских авторов, вышедшая в Германии 5-м изданием и переведенная на многие европейские языки, энциклопедически кратко и полно представляет современное состояние микологии.

Рассматриваются филогения и систематика грибов, их экология, морфология, биохимия, генетика и вопросы прикладной микологии. Книга может служить учебным и справочным изданием.

Для биологов и медиков, студентов и специалистов

ББК 28.4 + 28.591

Редакция литературы по биологии

*Издание выпущено в счет дотации, выделенной Комитетом РФ по печати,
и при финансовой поддержке агентства Inter Nationes (ФРГ)*

The publication of this book has been subsidized by Inter Nationes, Bonn

ISBN 5-03-002999-0 (русск.)

ISBN 3-13-436805-6 (нем.)

© 1968, 1992 Georg Thieme Verlag, Rüdigerstraße
14, D—7000 Stuttgart 30

© перевод на русский язык, Тарасов К. Л., 1995

От переводчика

Предлагаемая книга Э. Мюллера и В. Леффлера представляет собой уже 5-е издание учебника микологии на немецком языке, однако на русский язык она переводится впервые. Это в определенной мере странно, поскольку в отечественной литературе уже давно наблюдается острая нехватка подобных пособий.

Колоссальное значение грибов — положительное и отрицательное, в природе и для человека — общеизвестно. В то же время их роль (например, как микоризообразователей в биогеоценозах) и возможные перспективы применения (например, как источников различных биологически активных веществ) пока еще явно недооцениваются. Нельзя забывать также о все большем использовании грибов в фундаментальных исследованиях по биохимии, биофизике, генетике, физиологии и т. д. Немалый интерес представляют они и для эволюциониста.

Микологические знания необходимы представителям самых разных профессий: агрономам и фитопатологам, работающим в сельском и лесном хозяйстве, ботанических садах и т. д., материаловедам, сталкивающимся в своей работе с активным разрушением грибами многих изделий, медикам (известно, что микозы человека и животных становятся все более тяжелыми), пищевикам, специалистам по переработке отходов и многим другим. Кроме того, грибы рассматриваются (правда, слишком бегло) в курсах ботаники средней и высшей школ, поэтому при составлении пособий необходима грамотная подача материала.

И вот, несмотря на все это, современного учебника микологии в нашей стране нет. Разделы, посвященные грибам в более общих пособиях (например, в «Курсе низших растений», — М.: «Высшая школа, 1981), не могут служить его эквивалентом. Попутно можно отметить, что соответствующий материал в различных учебниках ботаники для педагогических, сельскохозяйственных, медицинских институтов или даже университетов зачастую не только слишком краток, но и нередко неудачно изложен. Конечно, много интересных сведений об отдельных таксонах грибов того или иного ранга содержит 2-й том «Мира растений» (М.: Просвещение, 1991), но общемикологические вопросы там практически не рассматриваются.

Несомненно, прекрасным — и по некоторым показателям непревзойденным — до сих пор остается учебник Л. И. Курсанова «Микология»,

выдержавший два издания (1933 и 1940 гг.). Однако со времени выхода в свет даже более позднего из них прошло уже более полувека! Как ни жаль, многое в нем уже устарело. Возможно, после фундаментальной переработки учебник Курсанова вновь стал бы прекраснейшим пособием и для студентов, и для самообразования, но это задача будущего. Сейчас же рекомендовать его книгу студентам и другим заинтересованным лицам можно лишь с очень большими оговорками.

Что же касается книги Э. Мюллера и В. Леффлера, то она, конечно же, не новинка для отечественных микологов. В частности, преподаватели кафедры микологии и альгологии Биологического факультета Московского университета уже широко пользовались ею (обычно английским переводом 2-го издания) при чтении лекций. Однако отсутствие русского перевода несомненно существенно снижало круг потенциальных читателей.

О высоком качестве этого учебника говорит хотя бы то, что он выдержал уже пять немецких изданий, переведен на английский и испанский языки, а на польском издавался дважды.

Действительно, микология представлена здесь всесторонне и на достаточно высоком уровне. Некоторые неточности и недочеты не сказываются на общем впечатлении от книги.

Возможно, читателя «насторожит» ее относительно малый объем. Однако дело не в количестве информации, а в тщательном отборе действительно наиболее важных сведений. Кроме того, «емкость» сжимается за счет таблиц и схем. С полным правом можно сказать, что в некоторых случаях не таблица или схема иллюстрирует и дополняет текст, а наоборот, она и служит основным ядром, смысловым центром соответствующего раздела, а текст лишь выполняет роль комментария.

Конечно, можно соглашаться или не соглашаться с подбором авторами тем или объектов. Однако найти здесь оптимальное решение просто невозможно. Например, неплохо было бы ввести в учебник очерк истории микологии (как это сделал, например, Л. И. Курсанов) или специально рассмотреть характерные особенности отдельных экологических групп грибов (как у Л. И. Курсанова или в «Мире растений»), но это могло бы неоправданно расширить объем книги или даже повлечь за собой сокращение иных, не менее важных или даже более существенных разделов. Вероятно, для нас главное то, что в предлагаемом пособии достаточно обширно — непривычно для отечественного читателя — освещены некоторые другие аспекты — например, прикладной микологии, в частности, медицинской.

На мой взгляд, известный шаг назад по сравнению с первыми изданиями книги — это принятие в ней той глобальной системы живых организмов, в которой выделяется не два (прокариоты и эукариоты) основных уровня организации животного, а три: прокариоты, «высшие формы» и протисты (или протоктисты).

В первых изданиях грибы просто подразделялись на классы, а для них

указывались возможные родственные связи (как это сделано и в «Курсе низших растений», и в «Мире растений»).

В настоящей же книге, как и в предыдущем 4-м издании, к «собственно грибам» отнесены только «высшие грибы» в традиционном понимании (т. е. имеющие септированный мицелий) и зигомицеты; остальные, т. е. «низшие» грибы и слизевики, попадают в царство протистов («грибоподобные протисты»).

Многие авторы совершенно справедливо, на мой взгляд, считают, что противопоставление протистов и остальных эукариот не отражает никакого естественного разрыва в живой природе. Возрождение этой морфологической концепции XIX в. приводит к разделению нескольких эволюционных линий и объединению их отсеченных «низших» представителей в явно гетерогенный конгломерат. Классический пример — положение в системе хитридиомицетов. В пользу родства их с «собственно грибами» говорят не только состав клеточной стенки или особенности синтеза лизина и триптофана (что хорошо отражено в настоящей книге), но и такие позже выявленные особенности, как последовательности азотистых оснований в малых субъединицах рибосомной РНК.

Поэтому вполне естественно включение в настоящей книге хитридиомицетов в табл. 24 («Классы царства грибов»), хотя формально, согласно принятой здесь же системе, они туда не относятся. Зато в табл. 20 («Классы грибоподобных протистов») они явно не на месте, поскольку фактически не родственны ни одному из классов этой чудовищно гетерогенной группы.

Поэтому хотелось бы привести следующую альтернативную глобальную схему, точнее, ее часть, касающуюся объектов микологии (по Barr D. J. S., *Mycologia*, 84, № 1 [1992], 1—11, с изменениями).

Отделы: Chytridiomycota,
Zygomycota,
Ascomycota,
Basidiomycota

Царство Грибы (Mycota, Fungi)

Отделы: Oomycota,
Hyphochytriomycota, Labyrinthulomycota (включая Thraustochytriaceae)

Царство Растения (Plantae) или вместе с Chromophyta (из водорослей) — царство Chromista, или самостоятельное царство)

Тип Mycetozoa (Мухомycota) (возможно, плазмодиофоровые следует выделить в самостоятельный тип)

Царство Простейшие (Protozoa) или широко понимаемое царство Животные (Animalia, Zoa)

Разумеется, принятие той или иной системы — личное дело авторов и не может умалять ценности книги.

В заключение можно отметить все же один небольшой ее недостаток — полное игнорирование работ наших отечественных микологов (если не считать М. С. Воронина, жившего в прошлом веке). В списке

рекомендуемой периодики, конечно, следовало бы указать журнал «Микология и фитопатология», издаваемый в Санкт-Петербурге.

Книга Э. Мюллера и В. Леффлера, несомненно, будет высоко оценена в нашей стране микологами и многими специалистами другого профиля, так или иначе имеющими дело с грибами.

К. Тарасов

Предисловие к четвертому изданию

Цели первого издания оставались неизменными и при подготовке предлагаемого, почти во всех частях переработанного текста. Мы старались взвешенно принять во внимание новые данные и выводы, а также изменившуюся роль частных аспектов микологии. Хотя общие план и объем книги остались примерно прежними, главы о морфологии, биохимии, генетике и применении грибов были существенно пересмотрены. Использование новой информации особенно сильно затронуло раздел о систематике грибов, причем мы пытались избежать еще содержащихся в прежних изданиях непоследовательностей, заменили близкие нам, но уже не убедительные концепции на систему из пяти царств Уиттакера и надеемся, что за счет этого изложение стало более приемлемым и полным. Конечно, развитие науки постоянно будет сталкивать нас с неизвестными фактами и заставлять часто менять взгляды, в том числе и в области микологии.

Цюрих и Базель, январь 1982 г.

*Эмиль Мюллер
Вольфганг Леффлер*

Предисловие к первому изданию

Грибы чаще всего растут скрытно и из-за своего незначительного размера почти не привлекают внимания. Однако в ходе постоянно происходящих в природе преобразований и во многих процессах человеческой деятельности они играют весьма значительную роль. Мы используем их, чтобы получать пенициллин и варить пиво, они снижают урожай на полях и угрожают нам самым опасными болезнями. К настоящему времени сложилось ощутимое противоречие между постоянно возрастающим значением микологии и недостаточным распространением знаний о грибах.

Именно поэтому в предлагаемой книге мы попытались изложить основные сведения об этих организмах и важнейших областях их применения. Мы надеемся приобрести как можно более широкий круг читателей, особенно среди тех, кого в настоящее время едва ли устраивают устаревшие или отрывочные сведения о грибах. Прежде всего это касается изучающих естественные науки и медицину, врачей и учителей, а также наших коллег из различных областей прикладной микологии.

Осуществляя свое намерение, мы пользовались ощутимой поддержкой многих специалистов. За полученное содействие мы выражаем им всем сердечную благодарность. Особенно мы признательны за помощь профессорам Керну, Нульчу и Ценеру. Г-на почетного д-ра медицины Г. Хауффа и издательство «Георг Тиме» мы благодарим за идею написать эту книгу и быстрое ее издание.

Июнь 1968

*Эмиль Мюллер
Вольфганг Леффлер*

Общие аспекты микологии¹

Микология — наука о грибах — изучает эукариотные, гетеротрофные организмы, отличающиеся слабо дифференцированными тканями, клеточными стенками (по крайней мере на определенной стадии жизненного цикла), а также спорами как покоящимися и служащими для распространения структурами. Организмы с такими признаками — грибы — поглощают питательные вещества в растворенной форме из окружающей среды; некоторые слизевики² вместо этого или дополнительно захватывают твердые пищевые частицы.

По образу жизни можно различать две группы грибов. Сапробионты (сапротрофы, сапрофиты) получают необходимые для них соединения углерода из органических остатков, тогда как биотрофы — симбионты и паразиты — используют в качестве партнеров или хозяев растения, животных, водоросли, простейших, бактерии или другие грибы.

Своей гетеротрофностью грибы отличаются от растений, водорослей и цианобактерий (синезеленых водорослей), которые обходятся углекислым газом и солнечным светом как единственными источниками соответственно углерода и энергии; своей клеточной стенкой — от животных и простейших, как правило, ее лишенных, а наличием истинного ядра — от прокариотных бактерий.

Хотя грибы можно морфологически и экологически отделить от прочих организмов, речь ни в коей мере не идет об однородной, монофилетической группе (рис. 1 и 2). Как правило, к ней относят «истинные грибы» (Fungi) и «грибоподобных протистов» (или «протоктистов»).³ Царство Fungi представляет собой, вероятно, монофилетическую группу, включающую прежних Eumycota (Eumycotina, Eumycophyta, высшие грибы) и Zygomycota (ранее — одно из подразделений низших грибов), тогда как гри-

¹ Некоторые спорные положения этой главы (о правомерности выделения группы протистов, о родственных связях некоторых отделов между собой и др.) см. в предисловии к русскому изданию. — *Прим. пер.*

² Слизевики в настоящее время чаще вообще не относят к грибам (см. предисловие к русскому изданию). — *Прим. пер.*

³ Правомерность выделения группы протистов, или протоктистов, как некоего таксона высокого ранга крайне спорна (см. предисловие к русскому изданию). — *Прим. пер.*

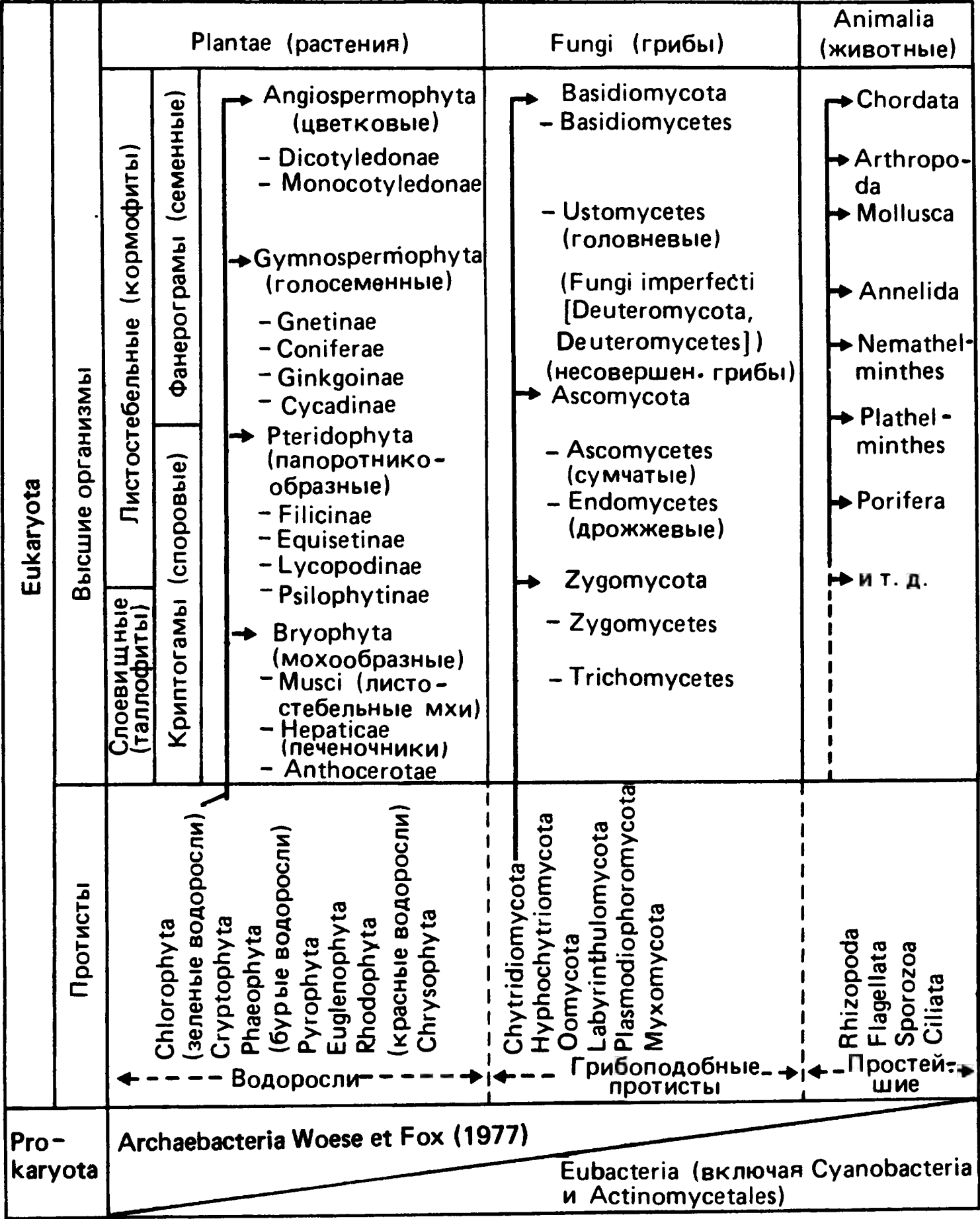


Рис. 1. Родственные связи грибов (Fungi) и грибоподобных протистов с прочими организмами (таксоны грибов с окончанием -mycota соответствуют отделам, -mycotina — подотделам, -mycetes —классам)

боподобные протисты — это все прочие, предположительно далеко отстоящие друг от друга в эволюционном плане подразделения низших грибов и слизевиков (Мухомycota, Мухомycotina, Мухомycophytina, Мусetozoa, «грибоживотных») (рис. 2).

Царство **Fungi** состоит приблизительно из 120 000 описанных в литературе видов, репродуктивные структуры которых полностью лишены

Признаки		Грибоподобные протисты							Fungi (грибы)					
Жгутиковые споры	Отсутствуют	Мухомы - cota		Plasmodiophoromycota	Labyrinthulomycota	Оомycota	Hyphochytriomycota	Chytridiomycota	Zygomycota	Ascomycota		Basidiomycota		
		Мухомycetes	Acrasiomycetes							Endomycetes	Ascomycetes (включая лишайниковые)	Fungi imperfecti	Uromycetes	Basidiomycetes
Известны								650	1000	45000	30000	500	30000	
														
Хитин в клеточной стенке	-	-	-	-	- (+)	+	+	+						
Целлюлоза в клеточн. стенке	+	-	-	-	+	+	-	- (редко +)						
Столбец	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	

Рис. 2. Таксоны высшего ранга (отделы, подотделы и классы) грибоподобных протистов и грибов; ср. легенду к рис. 1. У монотипных отделов (только с одним классом) названия классов опущены. Числа указывают приблизительное количество описанных видов. «Слизевики» соответствуют классам 1—3 (4), «низшие грибы» — ранее 5—8, сейчас 4—7, «высшие грибы» — Fungi

приспособлений к активной локомоции. На основании важнейших признаков половых стадий (телеоморф) грибы разделяют на три отдела: Zygomycota, Ascomycota (сумчатые грибы) и Basidiomycota. Настоящие грибы, известные только по бесполом спороношению (анаморфам), т. е. с неполным или неполно описанным развитием, включены в формальный отдел «несовершенных» грибов (Fungi imperfecti, или Deuteromycota). Многие говорят за то, что уже древнейшие грибы обитали на суше, причем дивергировали одновременно с наземными растениями и в постоянной взаимосвязи с ними. Обитающие в воде настоящие грибы, по-видимому, перешли в эту среду вторично. Взаимоотношения с другими организмами, особенно с наземными растениями, облегчают наше понимание впечатляющего разнообразия и большого значения грибов, которые, как полагают, происходят от водных грибоподобных протистов, — возможно, от предков ныне живущих Chytridiomycota.

В группу грибоподобных протистов объединяют шесть филогенетически независимых друг от друга отделов: Мухомыцота, Plasmodiophoromycota, Labyrinthulomycota, Oomycota, Hyphochytriumycota и Chytridiomycota

(ср. рис. 1 и 2).¹ Для каждого из них характерны активно передвигающиеся репродуктивные клетки — чаще всего зооспоры, иногда амебоидные клетки или и те и другие. Отдельные представители большинства этих отделов, как и настоящие грибы в целом, приспособились к наземному существованию.

Всего к грибоподобным протистам относят около 2000 видов (примерно 2% видового богатства грибов), но разнообразие жизненных форм здесь весьма впечатляет.

В микологии, история которой насчитывает не более двух столетий, накопление знаний шло отнюдь не по прямой линии. Об окольных и ошибочных путях этой науки можно отчасти судить по следующим терминам.

— *Archimycetes*: когда-то название класса, представленного лишенными клеточных стенок (голыми) грибными формами; этот признак считается ныне полифилетичным и встречается у слизевиков и низших грибов.

— *Blastomycetes*: почкующиеся грибы, растущие по типу дрожжей без полового размножения; один из формальных классов *Deuteromycota*. *Blastomyces* — недействительное название одного из родов (*Zygonema*, ср. с. 150) — с этой группой не связано.

— *Phycomycetes*, или водорослегрибы, по объему идентичные «низшим грибам» (см. рис. 2), — филогенетически неоднородная группа; поскольку термин звучит как название таксона, его надо избегать.

— *Schizomycetes* (дробянки = бактерии), *Streptomycetes* (аэробные *Actinomycetales*, или лучистые грибки) и *Actinomycetes* (название, используемое с неправильным окончанием вместо *Actionomycetales*). Термины к грибам не относятся.

Филогения. О происхождении грибоподобных протистов существует много гипотез. В качестве предков тех или иных отделов называются фито- и зоофлагеллаты, амебы и бурые водоросли.

Есть и гипотезы о неоднократном возникновении эукариот за счет эндосимбиоза прокариотных партнеров; при этом среди прочих групп могли бы непосредственно появиться и предшественники грибов.

Только в последнее время были начаты обширные исследования, связанные с различением и детальным описанием разных таксонов протистов. В ближайшие годы здесь можно ожидать существенных результатов. Однако сейчас у эукариотных клеток разных эволюционных линий известны преимущественно общие и сходные черты и лишь немного дифференцирующих признаков (ср. рис. 2).

При филогенетических рассуждениях следует обратить внимание на лишенных хлорофилла потомков зеленых водорослей. Они, как грибы и грибоподобные протисты, нуждаются в органическом углероде, но по своей морфологии и развитию остаются водорослями. Границы между таксонами в таком случае проводятся не на основе одного общего критерия (гетеротрофности), а с использованием знаний о близком родстве.

В качестве возбудителей болезней человека и животных могут выступать не только гетеротрофные бактерии, грибы и простейшие, но в отде-

¹ О возможном родстве *Oomycota* и *Hyphochytriomycota* между собой, а также *Chytridiomycota* с высшими грибами см. предисловие к русскому изданию. — Прим. пер.

льных случаях и бесцветные представители водорослей (например, *Prototheca* и даже цианобактерии).

Выяснению родственных связей отдельных групп высших растений и животных значительно способствуют ископаемые находки и реликтовые формы. Как вымершие ящеры, сигиллярии и лепидодендроны характеризовали целые эпохи естественной истории Земли, так и среди грибов должны быть группы, о существовании которых ныне можно лишь догадываться, но в прошедшие времена игравшие существенную роль в экосистемах планеты. О них иногда позволяют судить современные мелкие, бедные видами таксоны.

Ископаемые находки грибов редки. Исходя из особенностей их строения это неудивительно. Таким образом, наши знания об их вымерших формах полны пробелов и мы в состоянии реконструировать лишь малую часть филогенетических связей. Хитридиомицеты во фрагментах покровов морских животных прослеживаются начиная с кембрия (не менее 600 млн. лет назад). Паразиты папоротников (предположительно ржавчинные грибы) обнаружены на ископаемых остатках карбонового возраста (около 300 млн. лет назад); поразительно, что ныне живущие виды ржавчинных (*Uredinales*, *Basidiomycetes*), считающиеся примитивными (древними) на основании своей морфологии, также встречаются на папоротниках и хвойных.

В юрском периоде (примерно 200 млн. лет назад) уже предполагается существование аскомицетов с высокоразвитыми сумками, вскоре дифференцировавшихся на би- и унитуникатные типы (см. с. 222 и далее). По времени это совпадает с отделением южнополушарных частей суши от гигантского северного континента и появлением первых покрытосеменных, что отражается на распространении аскомицетов. Например, *Parasclerotium* (*Dothideales*) встречаются только в Южном полушарии. В ближайшем будущем по мере развития систематики грибов и палеонтологии можно ожидать расширения наших знаний в данной области.

Жизненные потребности и образ жизни грибов — экологические аспекты микологии

Минимальные потребности

Грибы предпочитают водные или влажные местообитания, но встречаются и в относительно сухих средах, особенно более высокоразвитые формы. Необходимые им органические соединения сначала должны быть синтезированы зелеными растениями. Затем они разлагаются животными и микроорганизмами с высвобождением энергии; грибы участвуют в различных стадиях этого пути превращений. Попутно им, как правило, становятся доступными и другие необходимые питательные вещества. Азот, сера, фосфор, ионы магния и других металлов могут поглощаться

преимущественно в неорганической форме. Интенсивность роста грибов зависит, наряду с прочим, от концентрации питательных веществ; часто его лимитирует источник углерода. Высокие температуры (до 60°C) и сильный холод не исключают присутствия грибов. В природе они преобладают над бактериями в средах с более высокой концентрацией ионов водорода, например в обычно слабо-кислых лесных почвах и растительных тканях (рН 6,5 — 3,5). Однако многие грибы развиваются в чистых культурах при рН 6,5 — 8,5 так же хорошо, а иногда даже лучше, чем в кислой среде; просто нейтральная или слабощелочная реакция, как правило, способствует развитию их конкурентов, прежде всего бактерий (включая актиномицеты). Итак, рост грибов в природе зависит только от предшествовавшего или одновременного заселения субстрата другими организмами, поэтому они встречаются практически везде, включая ткани здоровых растений. В последнее время их часто выделяют именно из образцов таких тканей (ср. с. 17 «Микориза»).

Грибы могут также встречаться внутри и на поверхности тела человека. Это в любом случае следует рассматривать как патологию и принимать соответствующие меры.

Биоценозы (сообщества организмов)

Большинство доступных для грибов сред (биотопов) заселено всевозможными растениями, животными и микроорганизмами. Лишь в исключительных случаях грибы не вступают с ними в экологические взаимодействия; всегда существуют какие-либо взаимоотношения (парабиоз), особенно в плане конкуренции за питательные вещества. Иногда один из партнеров образует вещества, наносящие вред другим обитателям общей среды (антибиоз), но известно и стимулирующее влияние, например, когда один из партнеров по биоценозу ферментативно разлагает источники питания для другого или поставляет за счет диффузии ростовые факторы. Эти и другие взаимодействия, определяющие удовлетворение упомянутых выше минимальных потребностей, обуславливают количественный и качественный состав биоценоза и его изменения.

Симбиоз и паразитизм. Экологические взаимоотношения между грибами и другими организмами, а иногда и между разными видами грибов бывают столь тесными, что в результате возникают морфологические единицы более высокого порядка.

Лишайники (Lichenes) — это стабильные симбиотические ассоциации гриба с одним или более видами водорослей; иногда в качестве партнера выступают цианобактерии. Благодаря симбиозу продуктами биосинтеза (например, витаминами) и органами (например, используемыми для защиты или распространения) одного партнера пользуется и другой. Поглощение воды и растворенных веществ из окружающей среды осуществляет преимущественно гриб, фотосинтез — функция водоросли, а обеспечение незаменимыми органическими соединениями часто происходит

взаимно. Иногда биосинтетическая способность лишайника превосходит свойственную его отдельным компонентам, однако симбиотическая ассоциация прежде всего позволяет им первыми заселять неблагоприятные биотопы типа скал или коры деревьев, где часто доступны лишь следовые количества питательных веществ. В таких местах поселяются также менее организованные (более примитивные) ассоциации (нелихенизированные) водорослей и грибов. В таксономии лишайников учитывается только их грибной компонент, в большинстве случаев относящийся к порядкам *Lecanorales*, *Caliciales*, *Ostropales* и *Arthoniales*. Однако в состав лишайников входят представители многих других групп *Ascomycota*, а иногда также *Basidiomycota*, другие грибы и грибоподобные протисты; для некоторых из них систематическое положение точно не определено. Подробности и библиографию можно найти у Хейла (Hale, 1974), а также у Хенсена и Янса (Henssen, Jahns, 1974).

Микориза — это симбиоз корней высших растений с грибами. Без грибного партнера лесные деревья влачат жалкое существование, однако и микобионту совместная жизнь идет на пользу. В модельных опытах он получал 50—75% питательных веществ, поглощаемых микоризным корнем.

В случае **эктотрофной микоризы** грибные гифы обволакивают корень растения и внедряются в наружные слои клеток хозяина. Такие ассоциации **облигатны** для многих хвойных, дуба, бука, граба и **факультативны** для ивы, березы, вяза, можжевельника. Чаще всего грибными партнерами деревьев бывают образующие плодовые тела базидиомицеты.

Отличительная особенность **эндотрофной микоризы** — более глубокое внедрение грибных гиф в растение и отсутствие чехла из них вокруг корня. Инфекция, распространение между клетками хозяина и проникновение в них, переваривание и спороношение — важные стадии развития гриба. Уже давно известен симбиоз орхидных с видами *Rhizoctonia*, типы эндотрофной микоризы с септированными гифами и ее везикулярно-арбускулярный тип с участием грибов из семейства *Endogonaceae* (*Mucogales*, *Zygomycetes*) в качестве облигатно-биотрофных микробных партнеров с, как правило, несептированными гифами. Такая микориза свойственна многим из наших культурных растений, например хлопку, цитрусовым, кукурузе, сое, табаку, томатам (для этих хозяев она, возможно, факультативна). Термин «арбускулярно-везикулярная» (кустисто-пузырчатая) описывает внутриклеточные формы грибов. Такая микориза влияет на питание, водный режим, устойчивость к патогенным грибам и другим возбудителям болезней, а также на восприимчивость хозяина к фунгицидам, поэтому напрашивается сравнение с паразитизмом и эндосимбиотическим присутствием грибов в тканях растений.

Микросимбионты низших животных изучены недостаточно. По-видимому, наиболее важны они для насекомых. Возможно, здесь на первый план выступают бактерии, однако определенную роль играют и грибы, прежде всего дрожжи. Культивирование таких эндосимбионтов часто

затруднительно (Batra, 1979). У корневых клубеньков бобовых и ольхи бактериальная природа (в последнем случае — актиномицетная; так называемая актинориза).

Паразитизм грибов столь же важен и так же широко распространен, как и симбиоз. В основе его также лежит способность грибов жить в тесной ассоциации с другими организмами. Здесь перевешивают преимущества для гриба, и его влияние на хозяина считается «вредным». Симбиоз и паразитизм при определенных обстоятельствах в одной и той же ассоциации могут переходить друг в друга; иногда для этого достаточно незначительных изменений внешних условий. Для некоторых грибов сосуществование с другими организмами возможно, для других оно обязательно; соответственно, и симбионты, и паразиты бывают как факультативными, так и облигатными биотрофами.

Сапробиоз. Прочие грибы, не относящиеся ни к симбионтам, ни к паразитам растений или животных, получают питательные вещества из мертвых остатков организмов и называются сапробионтами («обитателями гниющего вещества»). Правда, они не останавливаются и перед такими субстратами, как мармелад, текстиль, кожа, мясо, хранящиеся фрукты и обработанная древесина. Особенности питания этих грибов обусловлен не только вред, но и польза для человека.

Специфические потребности

Хотя грибы широко распространены по всему миру, отдельные их виды и даже более или менее обширные группы видов предъявляют особые требования к окружающей среде.

Питательные вещества. Некоторые грибы используют органические остатки любого рода (убиквисты), но другие предпочитают совершенно определенные субстраты; например, часть *Dothideaceae* обитает только на растениях определенного рода или вида (специализированные сапробионты). Отчасти такая специализация зависит от того, располагает ли гриб ферментами для разложения нерастворимых **источников углерода** (например, крахмала, целлюлозы, лигнина) или же он способен перерабатывать только растворимые органические вещества. Избирательно используются и **источники азота**. Способность ассимилировать нитратный азот означает бóльшую пищевую независимость (автотрофность), чем потребность исключительно в аммонийном или аминном (органическом) азоте. Еще больше эта зависимость (гетеротрофность), если необходимы вполне определенные соединения азота (например, та или иная аминокислота). С другой стороны, ассимиляция грибом высокомолекулярных азотистых соединений (например, белков своеобразной структуры, в частности кератина) определяет специфические условия его существования. Следующая зависимость возникает в связи со способностью усваивать **серу**, которая практически всегда поглощается в виде сульфата, однако в исключительных случаях должна быть доступна в форме серосо-

державших аминокислот. В витаминах нуждаются все организмы; многие грибы ведут себя в этом плане как зеленые растения и синтезируют их в отличие от животных сами (прототрофность), однако другим требуется в пищу те или иные витамины или предварительно синтезированные части их молекул (ауксотрофность).

Температура. Очень многие грибы переносят сильные изменения температуры (эвритермия), хотя развиваются в основном при ее более высоких значениях (термотолерантность), однако некоторые **нуждаются** в тепле: *Rhizomucor miehei* и *Rh. pusillus* растут только при температурах выше $+24^{\circ}\text{C}$, а *Talaromyces emersonii* — в диапазоне от 33 до 55°C (облигатная **термофилия**). Другие же не выдерживают нагревания даже в «физиологической области»: *Herpotrichia juniperi* (возбудитель черной снежной плесени на хвойных в Альпах) и Dothideaceae — примеры чувствительности к теплу в сочетании с низкой оптимальной температурой (**психрофилия**). Организмы, в том числе грибы, способные развиваться только в узком температурном интервале (*Herpotrichia juniperi* и *Rhizomucor miehei* — около 30°C), называются **стенотермными**, а растущие при самых различных температурах (*Aspergillus fumigatus*) — **эвритермными**.

Отношение некоторых грибов к температуре представлено на рис. 3. Здесь важны кардинальные точки (минимум, оптимум, максимум). Наряду с этим играют свою роль и летальные (верхняя и нижняя) температуры. На рис. 3 они не приведены, но гифы *Dothidea* отмирают после 48-часового пребывания при $+27^{\circ}\text{C}$. Пассивно, т. е. без роста, большинство грибов может переносить очень низкие температуры, а многие виды и относительно высокие, однако чаще всего в виде не вегетативных структур

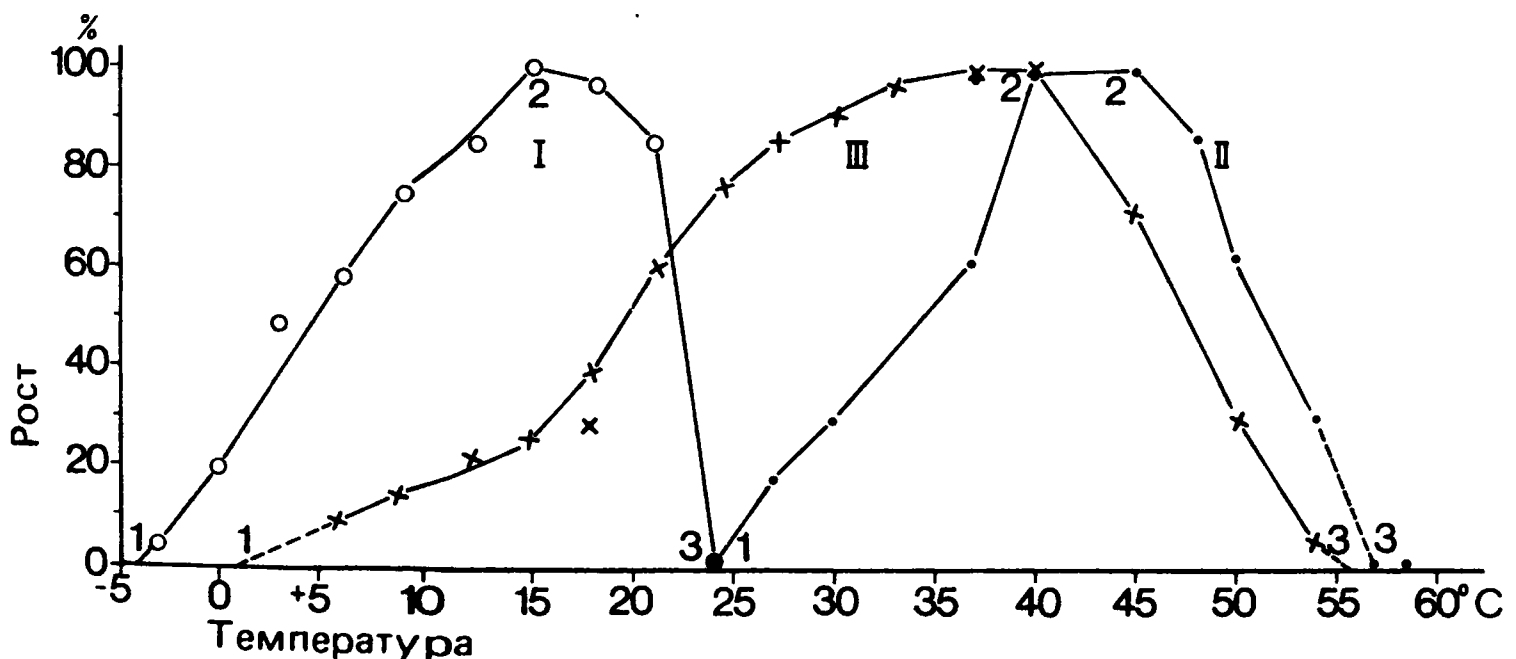


Рис. 3. Зависимость роста грибов от температуры. По оси абсцисс — температура инкубации; по оси ординат — увеличение диаметра колонии за единицу времени в процентах к максимальному значению. Точки: 1 — минимум, 2 — оптимум, 3 — максимум. Кривая I: виды *Dothidea*; аналогично *Herpotrichia juniperi* (психрофилы); кривая II: *Rhizomucor miehei*; почти также *Rhizomucor pusillus* (термофилы); кривая III: *Aspergillus fumigatus* (термотолерантность или факультативная термофилия)

(например, гиф), а покоящихся образований (склероциев, хламидоспор, конидий, других споровых форм).

Температурные потребности могут сдвигаться при изменении прочих условий (например, питания, наличия ростовых веществ и ингибиторов, осмолярности среды, ее окислительно-восстановительного потенциала).

Различия заметны и на уровне других жизненных проявлений. Отмеченное выше касалось только роста. Однако для образования конидий, любого другого спороношения, паразитических способностей и определенных преобразований грибом субстрата существуют свои кардинальные точки; как правило, соответствующие им температурные области уже, чем необходимые для роста.

Свет. Наблюдалось, что свет, особенно в коротковолновой области, может влиять на спороношение грибов. В зависимости от их видов споруляция им индуцируется, стимулируется, подавляется или же осуществляется независимо от него.

В опыте под влиянием света одновременно с образованием конидий синтезировались также микоспорины (см. с. 106); тот же гриб спорулировал в темноте только при их добавке. Позже были обнаружены другие микоспорины, образование которых не зависит от освещения, и морфогенетическое влияние этих веществ стало менее ясным; взаимозависимость между спороношением и микоспоринами оказалась сложнее, чем представлялось ранее, тем более что ее молекулярный механизм еще не выяснен.

Свет может не только индуцировать реакции, но и направлять процессы роста (тропизмы). Положительный фототропизм известен у некоторых воздушных гиф и спорангиеносцев; например, у видов *Pilobolus* (Mucorales, Zygomycetes см. с. 194 и далее) последние после выращивания в темноте и воздействия даже очень слабого источника света направляются точно в его сторону. Многие другие органы спороношения грибов также ориентируются относительно света. Иногда зоны споруляции, наблюдаемые в лабораторных культурах на агаре, соответствует суточному световому ритму, в других случаях они определяются иными факторами. Для вегетативного развития свет, по-видимому, в значительной степени безразличен. Тот факт, что мицелий многих гастермицетов, шляпочных, рогатиковых и большинства других грибов растет в земле или во всяком случае внутри субстрата, возможно, говорит скорее о гигро-, гидро-, гео- и хемотропизме, чем об отрицательном фототропизме; правда, образование плодовых тел на поверхности субстрата скорее всего индуцируется светом.

Прочие факторы внешней среды влияют на определенные грибы не менее ощутимо, чем температура (рис. 3). Так, известны минимальные, оптимальные и максимальные значения концентраций и комбинаций питательных веществ, осмотических условий, рН, окислительно-восстановительного потенциала, воздействия агентов, подавляющих или стимулирующих развитие.

В целом организмы, сильно зависящие от условий окружающей среды

и четко реагирующие на их изменения, называются **стенойкными** (стенобионтами), менее чувствительные — **эвриойкными** (эврибионтами).

Для оценки естественных условий жизни (экологии) простые причинно-следственные связи далеко не достаточны. Например, образование больших количеств конидий одним грибом будет явно неэкономным с точки зрения энергозатрат, если ему не соответствуют условия прорастания или распространения. Соподчинены ли друг с другом разные функции, очевидно, определяется естественным отбором в ходе филогенетического развития; однако в отдельных случаях грибы ведут себя не по правилам математически рассчитанной эффективности.

Географическое распространение

Гриб расширяет заселяемое им пространство: (1) путем периферийного роста таллома (например, посредством столонов или ризоморф — см. с. 54 и далее); (2) путем расселения дочерних особей в новые места за счет: (а) образования зооспор (активно передвигающихся в воде репродуктивных клеток) или амебоидных стадий («ползущих» по твердой поверхности также голых клеток); (б) рассеивания неподвижных зачатков (конидий, спор и т. д.).

На распространение влияют, с одной стороны, факторы, определяющие рост и спороношение, а с другой — агенты, действующие исключительно как средства переноса, а именно воздух (анемохория), вода (гидрохория), животные (зоохория) и человек (антропохория). При гидрохории подвижные репродуктивные клетки низших грибов активно преодолевают расстояния порядка сантиметров за поколение, однако водные течения (пассивный транспорт) могут переносить их на километры. Подвижный воздух обычно перемещает зачатки грибов на более короткие расстояния; непрерывно заселяемая область будет при этом расширяться в среднем на 50 км в год. Однако смерчи и другие благоприятные для расселения; вертикальные и горизонтальные потоки воздуха переносят даже крупные споровые массы на тысячи километров. Необходимые для этого климатические условия складываются довольно регулярно, хотя, как правило, разделены значительными отрезками времени. Так могут возникать удаленные друг от друга центры распространения. В настоящее время устойчивым и особенно «успешным» стал антропохорный способ рассеивания, не в последнюю очередь в результате непрерывных межконтинентальных перевозок людей и товаров. Грибы могут поселяться в новых местах кратковременно или надолго. Сохраняющиеся случаи эндемизма говорят о том, что даже сочетание всех систем распространения грибов не всегда ведет к расширению их ареала.

Эндемизм. К грибам с ограниченными, длительное время неизменными ареалами относятся оба американских возбудителя глубоких микозов — *Coccidioides immitis* и *Paracoccidioides brasiliensis* (ср. с. 148 и далее), а также два дерматофита — африканский *Trichophyton soudanense* и южно-

пацифический *Trichophyton concentricum* (ср. с. 148 и далее). *Ophiostoma ulmi* — возбудитель голландской болезни вяза — буквально на наших глазах только в этом столетии был занесен из континентальной Европы в Северную Америку. Начиная примерно с 1970 г., после расселения в Великобританию, он успел уничтожить половину английских вязовых насаждений.

В лаборатории данные грибы можно культивировать повсеместно, при самых обычных условиях, так что их эндемизм нельзя объяснить потребностями в определенной среде обитания.

Изменения ареала. Пузырчатая ржавчина *Cronartium ribicola* (Uredinales, Basidiomycetes) была эндемична для Альп и востока России. Это разнохозяйный паразит, обитающий круглый год (в гаплофазе) на пятихвойных соснах, а летом инфицирующий (в дикариофазе) листья смородины (*Ribes*). Ни в одном из исходных географически разделенных (дизъюнктивных) ареалов она не причиняла серьезного хозяйственного ущерба. Однако веймутова сосна (*Pinus strobus*), завезенная в начале XVIII в. из Америки в ряд областей Европы, оказалась крайне восприимчивым хозяином для гаплофазы гриба. За счет этой интродукции пузырчатая ржавчина смогла перешагнуть ранее свободную от инфекции зону (где не было подходящего для гаплофазы хозяина), причинила большой вред культурам смородины и недавно высаженным веймутовым соснам, а в 1909 г. была завезена с их рассадой в Америку, где встретила многочисленных хозяев для обеих фаз развития. Здесь стали страдать прежде всего лесообразующие пятихвойные сосны, поэтому, чтобы разорвать инфекционную цепь паразита с облигатной сменой хозяев, пытаются уничтожать дикорастущие виды *Ribes* (по Gäumann, 1964).

Впечатляюще также эпидемиологическая ситуация, описанная Блумером (Blumer, 1967) для некоторых мучнисторосяных грибов (Erysiphales, Ascomycetes): «От некоего исходного пункта, который лишь изредка известен достоверно, гриб с большой скоростью распространяется через страны и континенты, причем его патогенность, как правило, очень сильна. За относительно короткое время эпифитотия достигает своего пика, интенсивность поражения уже не повышается или явно снижается, и нередко от обширного сплошного ареала остаются лишь отдельные изолированные очаги». Микологический институт Британского содружества в Кью (Англия) периодически публикует тщательно проработанные данные по распространению фитопатогенных грибов (Distribution Maps of Plant Pathogens).

Космополитизм. Среди космополитов особенно обычны грибы-убиквисты. Правда, и они встречаются только на подходящих субстратах и в благоприятных для каждого конкретного вида локальных условиях. Такое распространение, при котором данный гриб обнаруживается практически в любом месте, где его можно ожидать, считается непрерывным или однородным. На отмирающих листьях многих растений развиваются виды *Cladosporium* и *Botrytis cinerea*, последний, кроме того, регуляр-

но инфицирует ягоды винограда. Там, где условия для этих грибов оптимальны, могут наблюдаться пики их массового развития. И наоборот, неблагоприятные условия часто ведут к сокращению их популяций в определенных областях и даже их локальному исчезновению из региона. Конидии *Aspergillus niger* и ряда видов *Fusarium* не выдерживают сырого холода (-22°C), тогда как зачатки многих других грибов в этих условиях сохраняют жизнеспособность. Обусловленные микроклиматом рефугии (экологические ниши) обеспечивают выживание, а при определенных обстоятельствах даже рост и размножение ограниченного числа зачатков даже тогда, когда макроклимат региона как будто исключает такую возможность.

Космополитизм иногда бывает только кажущимся. *Polyporus abietinus* встречается как в Евразии, так и в Северной Америке. Однако по морфологическим деталям и генетическим свойствам эти популяции различаются. Внутри множества других видов грибов также дифференцируются географические расы. Они будут оставаться незамеченными, если учитывать только хорошо заметные видовые признаки. Прогресс в познании более тонких особенностей постепенно создает предпосылки для дальнейшего развития таксономии. Хотя многие грибы считаются космополитами лишь потому, что недостаточно изучены, не следует постулировать образование локальных рас грибов в качестве всеобщего явления. У некоторых зигомицетов и базидиомицетов обнаружен истинный космополитизм: у многих видов существует по два типа спаривания; часто эффективным бывает скрещивание штаммов самого различного происхождения. Сохранение такой половой совместимости означает, что и прочие важные наследственные признаки не изменились. Космополитизм и эндемизм существуют бок о бок. Лишь недавно появились попытки рассматривать распространение грибов и в историческом плане (см. «Филогения», с. 14 и далее; ср. Pirozynski, Weresub в кн. Kendrick, 1979).

Проявления жизнедеятельности грибов

Присутствие грибов может нами совершенно не замечаться. Без вспомогательных средств не удастся установить, содержит их данная почвенная проба или нет. На первых порах незаметны также многие грибные инфекции растений, животных и человека, а в случае «эндосимбиотического заселения» они так и остаются бессимптомными. (Эндо-) паразитический грибной рост в зависимости от обстоятельств проявляется в виде определенных болезненных симптомов: нарушений роста, изменений окраски, увядания или локальных некрозов (у растений); кожной сыпи, лихорадки, болей в груди, зуда и т. д. (у людей); выкидышей, легочных аномалий, мастита и т. д. (у млекопитающих); двигательных расстройств, снижения плодовитости и т. д. (у низших животных). Симптомы часто бывают общей природы, как правило, не позволяют точно определить возбудителя и нередко вполне обоснованно приводят к сомнению

в инфекционной природе болезни, поскольку сходные явления не обязательно вызываются микроорганизмами или вирусами.

Иногда первые отчетливые признаки сапротрофного роста гриба — также не его элементы, а вызываемые им изменения субстрата (образование спирта дрожжами, гниль древесины, более или менее типичные запахи при ее поражении и т. д.). Реже первым становится видимым сам грибной таллом (например, в прозрачных растворах, в прудовой воде, в пасоке деревьев); иногда сперва замечают помутнение (например, в пивном или винном сусле), которое, впрочем, может быть вызвано не только дрожжевыми грибами, но и бактериями (в слое жидкости толщиной 1—2 см как помутнение воспринимается невооруженным глазом примерно 1 млн частиц на 1 мм).

Разумеется, для отдельных видов как паразитов, так и сапробионтов известны специфические проявления жизнедеятельности. Определенным образом деформированные сливы («кармашки», рис. 103, с. 213) или же курчавость листьев персика однозначно указывают на возбудителей болезни — соответственно *Taphrina pruni* и *Taphrina deformans* (ср. с. 212). Длительное время инкубации мицелия в почве, древесине и т. д. наблюдается у грибов, образующих позже крупные шляпки, пузыри или другие плодовые тела, бросающиеся в глаза своими размерами. Здесь вегетативный период может длиться годами, а в исключительных случаях даже десятилетиями.

Значительная часть грибов развивается в основном на поверхности субстрата. Так, *Rhizopus* образует на агаре быстро растущие столоны, (ср. рис. 25, с. 53); лишь немногие мелкие выросты его таллома — ризоиды — внедряются в питательную среду. Среди паразитов преимущественно на поверхности развиваются, например, возбудители ложной мучнистой росы (Peronosporales, Oomycetes), настоящей мучнистой росы (Erysiphales, Ascomycetes), а также представители Meliolales (Ascomycetes)¹.

У многих так называемых плесневых грибов скрытая вегетативная фаза вскоре (иногда уже через несколько часов) сменяется видимыми невооруженным глазом, иногда ярко окрашенными органами спороношения, т. е. репродуктивной фазой. Яблочный пирог «плесневееет» летом в течение суток. Представление о скорости развития таких грибов дает также одна нечастая форма мукомикоза теплокровных животных (возбудители — различные «головчатые плесени» из Mucorales, Zygomycetes); например, у пациентов с тяжелыми случаями поражения эти грибы прорастают из придаточных носовых пазух в окружающие ткани так быстро, что за 4—10 дней достигают мозга.

¹ Грибы ложной мучнистой росы в отличие от Erysiphales и Meliolales развиваются в межклетниках растения-хозяина (как Uredinales и многие другие паразиты); на поверхность выходят через устья лишь их бесполое спороношение. — Прим. пер.

Количественные аспекты микологии

Грибы — чрезвычайно богатая видами группа. К настоящему времени описано и названо 110 000—120 000 их видов (см. рис. 2, с. 13), однако признается, что их не меньше, чем у семенных растений, т. е. 250 000—300 000. В среднем ежегодно описывают более 1000 новых видов. Новейшие исследования в различных смежных областях знания дают основание полагать, что видовое богатство грибов даже втрое — вчетверо больше, чем у цветковых растений.

Оценить биомассу всех обитающих на Земле грибов еще сложнее; это поневоле сопряжено с большими ошибками, и любые цифры следует считать самое большее прикидочными (табл. 1).

Грибы распределены по разным типам почв явно неравномерно; так, по некоторым оценкам, на гектар лесной почвы умеренной зоны приходится 454 кг грибов, 7 кг бактерий и 36 кг мелких животных, что соответствует общей годичной продукции биомассы 7,6 т (Satchell, 1970). Расходы на дыхание (поглощение O₂, образование CO₂) должны быть примерно сходными по масштабу. Можно предположить, что в данном примере уровень заселения почвы грибами выше среднего.

Даже в пределах одного типа почвы грибы распределены неравномерно. Многие из них часто представлены лишь случайно занесенными зачатками (конидия-

Таблица 1. Участие грибов в круговороте углерода на Земле, 10⁸ т

Двуокись углерода		Массы для сравнения	
Содержание в океане (в растворенном и твердом виде)	2 000 000	Земля	60 000 000 000 000
Содержание в атмосфере	20 000	Атмосфера Земли	50 000 000
Ежегодное высвобождение за счет вулканической деятельности, эрозии и горения	400		
Фиксировано в растительном покрове	20 000		
Ежегодная чистая ассимиляция зелеными растениями	800	Запасы угля	25 000
Ежегодное образование			
— животными	250		
— человеком	7	Люди	3
— почвенными грибами	10	Почвенные грибы	3
— грибами в целом	30	Грибы в целом	10
— гетеротрофными микроорганизмами в целом	500	Гетеротрофные микроорганизмы в целом	200

ми, спорами, другими покоящимися образованиями, фрагментами гиф, почкующимися клетками) без перспективы дальнейшего развития. Обильны грибы прежде всего в ризосфере (прикорневой зоне) и вблизи некоторых органических остатков (соломин, корней, трупов насекомых и т. д.). Облигатные паразиты обычными методами не выявляются. Грибная масса над почвой (на растениях, их и других органических остатках, живых и мертвых животных), несомненно, больше, чем в почве.

Чтобы оценить значение грибов в природе, цифры, отражающие их содержание, годовую продукцию биомассы и дыхание, нужно дополнить с качественной точки зрения. Так, культуры *Penicillium* (например, штаммы *Penicillium chrysogenum*) при благоприятных условиях за несколько дней синтезируют количество пенициллина (единственного продукта обмена веществ, не представляющего для колонии гриба ценности), не уступающее сухой массе мицелия (5—10 г/л). Культура дрожжей также за короткое время образует наряду с CO_2 этиловый спирт в количестве до 20% объема питательного раствора при лишь незначительном увеличении числа или массы клеток. При других условиях те же микроорганизмы интенсивно размножаются без заметной дополнительной активности.

При разложении целлюлозы, хитина, лигнина и других труднорасщепляемых веществ, включая кератин, а также и при некоторых процессах синтеза (например, гумусовых веществ) грибы, если и заменимы, то лишь в очень ограниченной степени.

Морфология и ультраструктура

Морфология как наука изучает макроскопические и микроскопические формы и размеры; нижняя граница светового оптического разрешения соответствует здесь 0,5 мкм. Чтобы ознакомиться с более мелкими компонентами клетки — органеллами и включениями, — необходимо ультраструктурное исследование с помощью электронного микроскопа, позволяющего наблюдать объекты молекулярных размеров. Для изучения структуры грибов и грибоподобных протистов используют все виды микроскопии, а для понимания их функций необходимо, кроме того, знание физиологии и биохимии (ср. с. 77 и далее). Однако в повседневной микологической работе предпочтительны определительные ключи, требующие только простой техники исследования и, как правило, позволяющие обходиться хорошим световым микроскопом. Следовательно, важно различать микологические знания и знание грибов, т. е. умение их определять.

У грибов и грибоподобных протистов отчасти общие исходные признаки — гомологичные структуры и функции, большинство из которых присуще и другим эукариотам. Черты сходства могут встречаться и у таксонов, не находящихся в непосредственном родстве. В большинстве случаев они обусловлены конвергентным развитием, например, в связи с жизнью на суше или паразитизмом на растениях. Совпадающие и типичные черты внешнего облика, ультраструктуры и организации изучаются «общей» морфологией; аналогичным образом можно охарактеризовать определенные этапы жизненного цикла — прорастание, заражение, распространение или размножение. Важна также сравнительная оценка гомологичных структур различных групп организмов в рамках «специальной» морфологии, занимающейся особыми, дифференцирующими признаками и свойствами, которые лежат в основе таксономии (систематики) и ведут к пониманию филогенетических связей (см. с. 156 и далее).

Две основные фазы онтогенетического развития. Непосредственно после прорастания вегетативное тело гриба или грибоподобного протиста (таллом, колония) состоит из нерасчлененного протопласта или сходных друг с другом, окруженных клеточной стенкой единиц (например, клеток гиф), которые питаются и размножаются в значительной степени независимо друг от друга (**вегетативная фаза**). Позже дело доходит до функциональной дифференцировки и размножения, когда проявляется большинство таксономически значимых признаков (**репродуктивная фаза**).

Однако уже молодой, недифференцированный таллом представляет собой организм с совершенно определенными признаками штамма, расы и вида, которые, правда, заметны в вегетативной фазе лишь в исключительных случаях, но существуют с самого начала.

Вегетативные структуры

Молодой таллом гриба состоит из гиф или почкующихся клеток; у грибоподобных протистов наряду с этим встречаются и другие вегетативные образования, например амебоидные клетки, плазмодии, талломы с неклеточными, безъядерными ризоидами.

Таллом из гиф

Характерные для подавляющего большинства грибов и многих грибоподобных протистов **гифы** (нитчатые вегетативные органы) (ср. рис. 6), совокупность которых называют **мицелием** (грибницей), можно отличить от других типов таллома уже вскоре после прорастания. Диаметр гиф варьирует в зависимости от таксона и внешних условий от 2 мкм (например, у *Toxotrichum cancellatum* и некоторых других Gymnoascaceae; Eurotiales, Ascomycetes) до более 100 мкм (например, у спорангиеносцев *Phycomyces blakesleeanus*; Mucorales, Zygomycetes). В септированных гифах клетки располагаются в один ряд друг за другом.

Прорастание. Споры, конидии и другие зачатки при наступлении благоприятных условий увеличиваются в объеме и обычно округляются. В крайних случаях «сферический проростковый рост» сперва ведет к «проростковому шару» с новообразованием внутренней клеточной стенки или дополнительного слоя оболочки (рис. 4, А, Б, с. 019). Внешний облик прорастающих спор сильно варьирует (ср., например, рис. 4 и 6), но всегда определяется поглощением воды; едва ли можно видеть здесь простое набухание, как считалось раньше.

На проростковом шаре вскоре возникает выпячивание, которое локально лизирует или прорывает стенку споры и вытягивается в проростковую трубку. У ее вершины скопляются пузырьки, синтезирующие клеточную стенку (ср. с. 88); проростковая гифа «поляризована» типичным для продольного роста образом (рис. 4, В, Г).

Споры с проростковыми порами или проростковыми щелями (рис. 5) прорастают через эти заранее подготовленные участки. У грибов прорастание считается завершенным с появлением первой поперечной стенки гифы (рис. 6).

Сапробионты обычно уже очень рано начинают поглощать питательные вещества из среды и от прорастания незаметно переходят к стадии роста гиф или почкования. У многих паразитов растений, напротив, первые стадии развития в значительной степени обеспечиваются запасом питательных веществ споры. При этом молодые гифы очень часто обра-

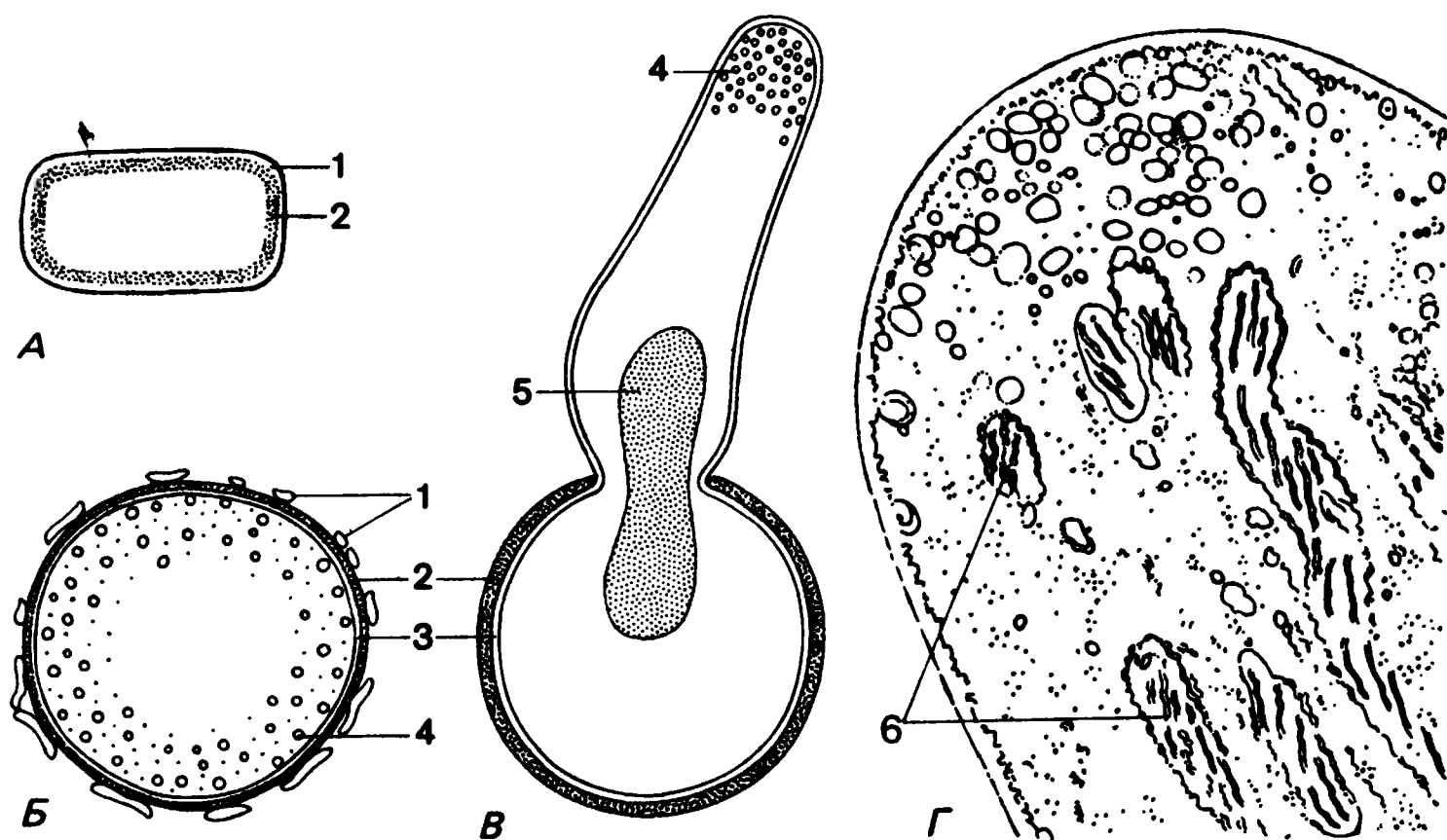


Рис. 4. Прораствание спор: сферический (А, Б) и полярный (Г, Д) типы. А. Спора с клеточной стенкой из двух слоев (1, 2) перед прорастванием. Б. Проростковый шар в конце сферической фазы роста. От наружной споровой стенки остаются отдельные фрагменты (1) поверх бывшего внутренним «пластичного» слоя (2), значительно расширившегося за счет интуссусцепционного роста. Внутри уже заложен новый слой (3). Хитосомы (4), т.е. относительно крупные пузырьки (мелкие, обладающие литической активностью, не указаны), более или менее равномерно распределены в периферической цитоплазме. В. Образование проростковой трубки; указаны только клеточная стенка (слои 2 и 3), хитосомы (4) и ядро (5). Более старая часть споровой стенки (2) прорвана, в проростковую гифу распространяется сперва только внутренний слой стенки (3). Г. Растущий конец гифы *Drechslera sorokiniana*. Пузырьки (уже на стадии В) скапливаются в ее верхушечной области, а большинство митохондрий (6) располагается несколько дальше от вершины гифы примерно параллельно ее оси (А—В: схематично, примерно $\times 400$; Г: около $\times 20\,000$; В—Г: по Cole, Samson, 1979)

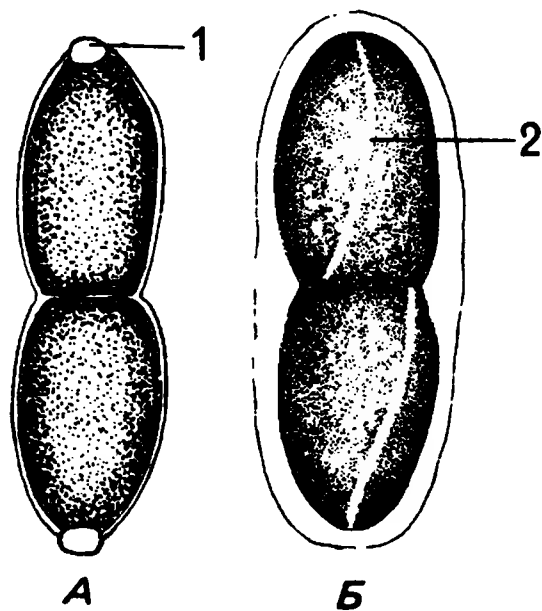


Рис. 5. Проростковые поры и проростковые трещины. А. Аскомицет *Trichodelitschia bisporula* (Dothideales); аскоспора с двумя проростковыми порами (1). Б. *Delitschia auerswaldii* из того же порядка; аскоспора с проростковыми трещинами (2) (А: $\times 1400$; Б: $\times 700$; по: Müller, von Arx)

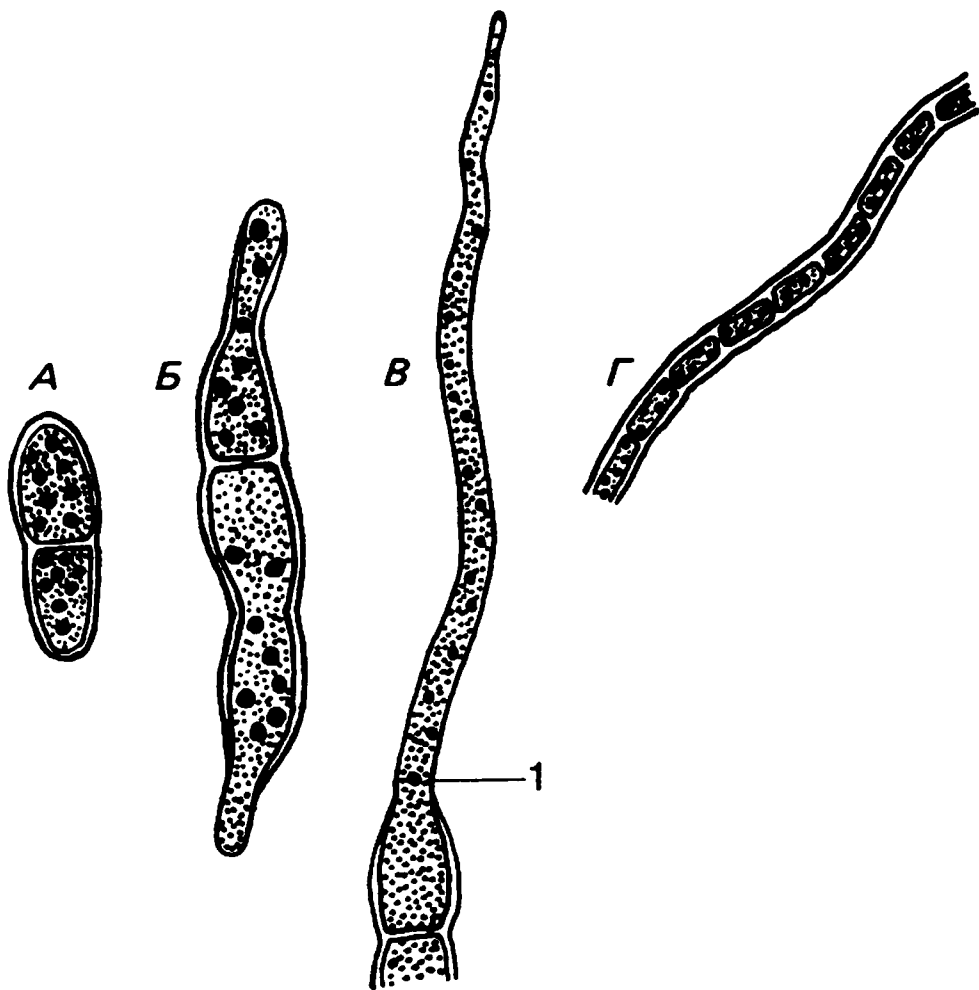


Рис. 6. Аскомицет *Plowrightia insculpta* (Dothideales). Проращивание аскоспоры. А. Многоядерная двухклеточная спора перед проращиванием. Б, В. Стадии проращивания; на уровне (1) появляется первая поперечная стенка Г. Более старая гифа с многоядерными клетками ($\times 900$; по Hess, Müller, 1951)

зуют на поверхности растения (экстраматрикулярно, т. е. вне хозяина) особые органы прикрепления, а затем с помощью инфекционных гиф внедряются внутрь него; только теперь после завершения инфекции и образования гаусториев (рис. 21, с. 51) начинается поглощение ими питательных веществ из окружающей среды и в некоторых случаях развитие обширного интраматрикулярного таллома — четкого индикатора вегетативной фазы. У факультативных паразитов при заселении хозяина наблюдается промежуточная картина; отчасти они напоминают сапробионтов, отчасти — облигатных паразитов.

Непрямое проращивание. У организмов с зооспорами, например, оомицетов, хитридиомицетов и сходных с ними форм, за счет вклинивающейся подвижной фазы проращивание до некоторой степени распадается на два разделенных во времени и пространстве процесса. Это «непрямое проращивание» состоит из (а) активного высвобождения зооспор из зооспорангиев (см., например, рис. 83, с. 183) и после нахождения ими подходящего субстрата (б) образования ризоидов или гаусториев, поставляющих в таллом питательные вещества.

Рост гифы. Гифы удлиняются преимущественно в зоне, непосредственно прилегающей к их вершине, где клеточная стенка особенно пластична. Здесь (но нередко также и в далеко отстоящих, отсюда местах) на разных расстояниях друг от друга и с разной периодичностью в зависимости от вида гиф или проростковой трубки возникают боковые выросты (рис. 4, В, Г), развивающиеся в боковые гифы, которые также могут ветвиться. При неизменных условиях питания их диаметр остается меньшим, чем у исходной гифы, а диаметр их ответвлений еще меньшим. Более интенсивный рост ответвлений высшего порядка в вегетативной

фазе — исключение, но характерен для многих органов спороношения, например, конидиеносцев.

Синтез клеточной стенки. Уже на самых ранних стадиях прорастания, почкования клеток и роста гиф в цитоплазме можно различить пузырьки (везикулы), наиболее крупные из которых (рис. 4, 4) служат для транспорта ферментов и олигосахаридных комплексов из внутренней части клетки через мембрану в клеточную стенку. Там ее уже готовые элементы включаются в мицеллы структурных полисахаридов. Похожие на эти пузырьки, но более мелкие органеллы обладают литической по отношению к клеточной стенке активностью; для ее локального разрастания, вероятно, необходимы процессы и лизиса, и синтеза. (Некоторые исследователи не признают такого объяснения роста стенки, поскольку, по видимому, всегда возможно удлинение мицелл, не образующих подобно муреиновому чехлу бактерий сети, которая должна оставаться интактной.) «Наполнитель», важный не менее структурных макромолекул и располагающийся между мицеллами, склеивает их, укрепляет клеточную стенку, повышает ее пластичность или даже образует ее самостоятельные слои. Возможно, его происхождение иное, а именно — из синтезируемых в цитоплазме мономеров УДФ-сахаров, полимеризуемых связанными с мембраной ферментами. В стенке почкующихся клеток многих грибов по сравнению с гифами того же вида за счет уменьшения содержания глюканов возрастает доля маннанов. Наряду с полисахаридами и родственными им макромолекулами (табл. 11, с. 85) присутствие в составе клеточной стенки белков, возможно, определяет ее текстуру.

Типы гиф. Нитевидной формой все гифы сходны между собой. Однако они могут различаться по внутреннему строению.

Септированность. «Несептированными» считаются гифы многих зигомицетов и грибоподобных протистов, поэтому их иногда называют «ценоцитными грибами». Весь исходно одноядерный мицелий представляет собой в этом случае единственную многоядерную (полиэнергидную) клетку — **ценоцит**. Однако при повреждении или голоде ценоцитные грибы образуют в гифах септы, а спорангии *Mucorales* (*Zygomycetes*) отделяются от остального таллома поперечной перегородкой. У высокоразвитых хитридиомицетов и зигомицетов очевидна тенденция к более регулярному септированию вегетативных гиф, а у *Ascomycota*, *Deuteromycota* и *Basidiomycota* почти все гифы, за исключением проростковых трубок, **равномерно септированы**.

Типы септ. Поперечные перегородки грибных гиф прободены порами, которые обеспечивают прямой контакт протопластов соседних клеток. В зависимости от особенностей строения септ и пор можно (чаще всего только с помощью электронного микроскопа) различить несколько типов таких перегородок, более или менее типичных для определенных таксонов грибов (табл. 2).

У некоторых грибов поперечные перегородки перфорированы многочисленными микропорами (см. рис. 7). Связи между протопластами, как

Таблица 2. Встречаемость определенных типов септ в гифах грибов различных таксонов

Таксоны (названия помещены в скобки, если у разных представителей данного таксона <i>неодинаковые</i> типы септ)	Типы септ (указаны рисунки, изображающие дан- ный или сходный тип)
(Basidiomycota) Agaricales и др. «голубазидиомицеты» (см. табл. 30, с. 277); Tremellales, Auriculariales Septobasidiales, Uredinales	Долипорово-парентесомная (рис. 9, Г, Д) Простая с пузырьками (рис. 9, В)
(Ustomycetes) <i>Rhodosporidium</i> (1 пример)	Простая (рис. 9, А)
(Ascomycota) Ascomycetes и связанные с ними Deuteromycetes Endomycetes (<i>Saccharomycopsis</i> , 2 вида) (<i>Saccharomycopsis</i> , 2 вида) <i>Dipodascus</i> (1 вид)	Простая с тельцами Воронина (рис. 9, Б) Долипоровая (рис. 8, Б) Микропоровая (рис. 7) —»—
(Zygomycota) (Mucorales) <i>Phycomyces</i> (1 пример) (Mucorales, другие роды), Dimargaritales, Asellariales, Kickxellales, Harpellales, Ecrinales	Микропоровая (рис. 7) Долипоровая (рис. 8, А, Г)
(Chytridiomycota) <i>Entophlyctis</i> (1 пример)	Микропоровая (рис. 7)

и в ботанике, называют здесь «плазмодесмами». Однако в большинстве случаев есть только одна центральная пора (см. рис. 8 и 9). Поперечная перегородка, возникающая почти всегда наподобие ирисовой диафрагмы, по направлению к поре утоньшается (простые септы, рис. 9, А, Б), утолщается (долипоровые септы, рис. 8 и 9, Г, Д) или реже остается одной толщины. Поры могут, например, перед отделением конидий (ср. с. 63 и далее), замыкаться (ср. рис. 7, В, 8, А, В, Г, 9, Б). Иногда вблизи них заметны парентесомы, тельца Воронина, системы пузырьков или мембран (ср. рис. 9. А — Д).

Текстура клеточной стенки. Многие стенки грибных гиф многослойны. В гифах *Phytophthora* (Oomycetes) обнаружены наружные, толщиной не более 100 нм, слои из β-1,3-1,6-глюкана и внутренние, несколько более мощные — из целлюлозы. В молодых гифах *Neurospora* (Ascomycetes) электронная микроскопия позволяет выявить три слоя общей толщиной несколько более 100 нм; после частичного ферментативного разложения удалось идентифицировать снаружи внутрь β-1,3-1,6-глюкановый, гликопротеиновый (из белка и хитина) и белковый слои. В электронном микро-

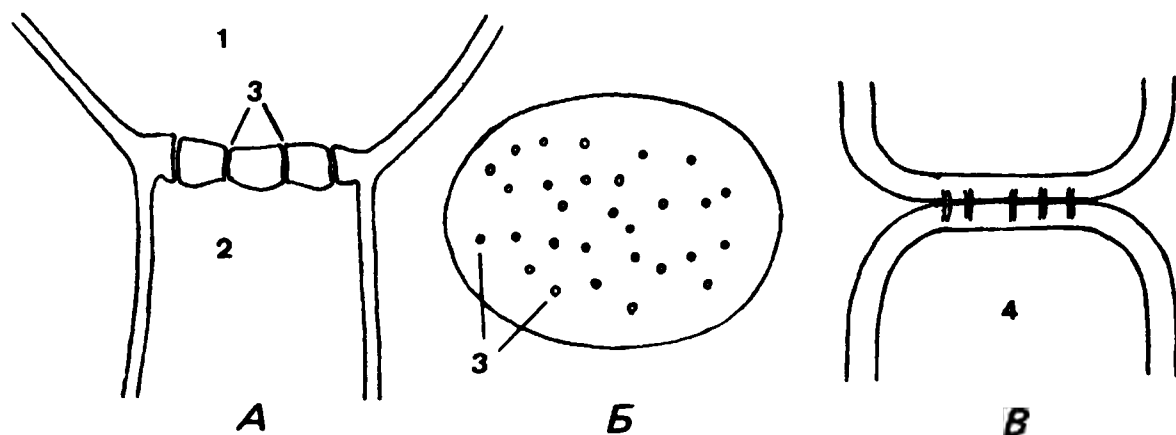


Рис. 7. Септы грибов с микропорами (3). А. Хитридиомицет *Entophlyctis* sp.; септа между спорангием (1) и ризоидом (2). Б., В. *Geotrichum candidum* (анаморфа эндомицета *Dipodascus*). Б. Септа в месте прикрепления конидии. В. Клеточные стенки между прилегающими друг к другу клетками с уже замкнувшимися микропорами; продольный разрез цепочки конидий (примерно $\times 300$, схематизировано по электронномикроскопическим данным, А: по Powell; Б, В: по Hashimoto et al.)

скопе срезы стенок почкующихся клеток без специальной предварительной обработки у Ascomycota (Endomycetes, Ascomycetes) часто выглядят двуслойными, а у Basidiomycota — ламеллярными.

Анализ основных составных частей клеточной стенки позволяет выделить и другие характерные для групп признаки (ср. табл. 11 и 12, с. 85—86).

Видоизменения вегетативных гиф. Субстратные или воздушные гифы некоторых грибов растут пучками, т. е. тесно сближенно и параллельно друг другу в виде «синнем». Как и эти пучки, покоящиеся или репродуктивные структуры, например, хламидоспоры (рис. 11; рис. 27 и 28, с. 55), склеротии (рис. 29, с. 56) или конидии, также могут возникать уже на ранних этапах развития колонии (ср. с. 63 и далее). Однако обычно в дифференцировке участвуют не молодые субстратные гифы, все клетки которых контактируют с (твердой) питательной средой, а отделяющийся от нее воздушный мицелий, т. е. восходящие боковые ответвления суб-

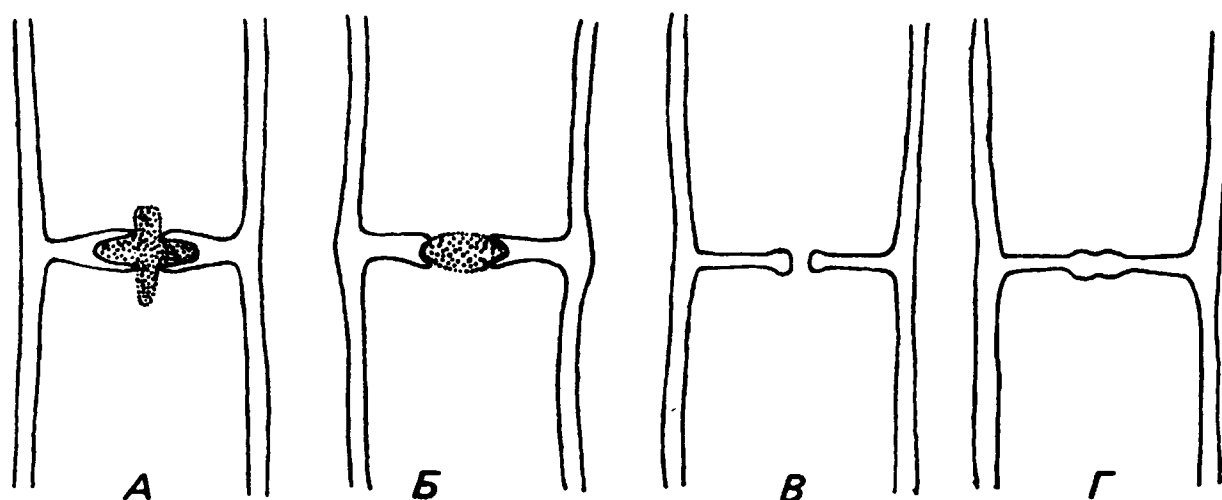


Рис. 8. Долипоровые септы у Zygomycota; схематизированные продольные разрезы. А. *Dispira cornuta* (Dimargaritales) с крестообразной поровой пробкой; Б. *Kickxella alabastrina* (Kickxellales) с простой поровой пробкой; В. *Astreptonema gammarum* (Ecscrinales): В — открытая пора в молодой септе; Г — закрытая пора в стенке между более старыми гифальными клетками (А, Б: $\times 650$; В, Г: $\times 1100$; А, Б: по Benjamin; В, Г: по Moss)

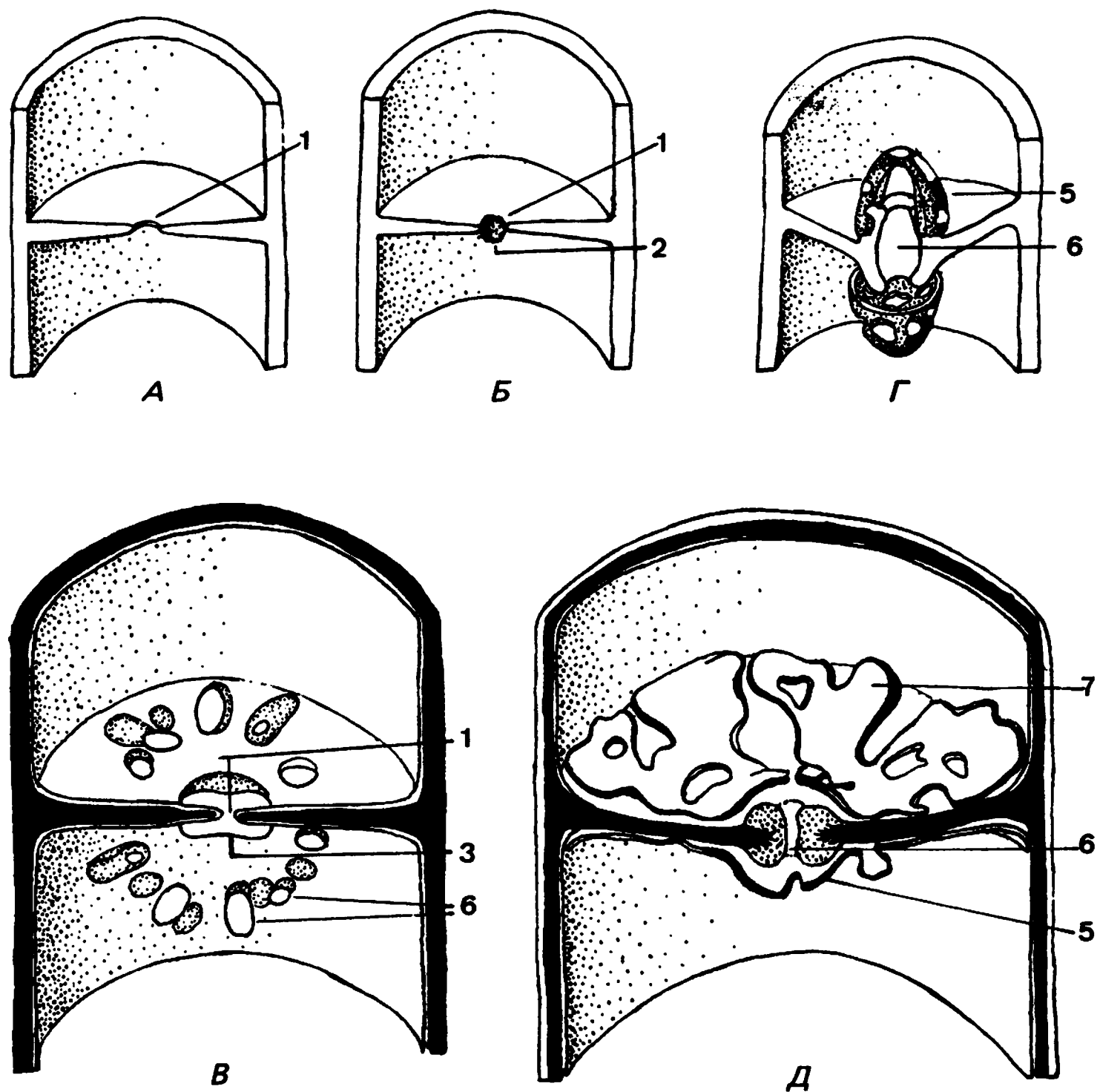


Рис. 9. Типы септ высших грибов; схематизированно. *А—В.* Простые септы: *А* — с порой (1) (Эндомицет *Cephaloascus* sp.); *Б* — с порой (1) и тельцем Воронина (2) типичным для аскомицетов; *В* — с порой (1), закрытой оптически плотной цитоплазмой (3) и окружной вакуолями (6) (ржавчинный базидиомицет *Melampsora lini*). *Г, Д.* Долипоровые септы, типичные для *Homobasidiomycetidae*, с долипорой (6) и пористой парентесомой (поровым колпачком; 5), которая связана с эндоплазматическим ретикуломом (7) (*А, Б, Г:* $\times 4000$; *В, Д:* $\times 8000$; *А, Б, Г:* по Moore, McAleer; *В:* по Bracker, Butler; *Д:* по Littlefield, Bracker)

стратных гиф, получающие от них питание. Макроскопически часто весьма заметная смена форм роста означает существенную перестройку обмена веществ и онтогенеза колонии (переход от первичного к вторичному метаболизму и от вегетативной фазы к репродуктивной).

Почкующиеся клетки

Почкование клеток как способ роста и размножения макроскопически выражается в, как правило, слизистой консистенции грибных колоний на твердом субстрате, а микроскопически — в форме и расположении отдельных клеток.

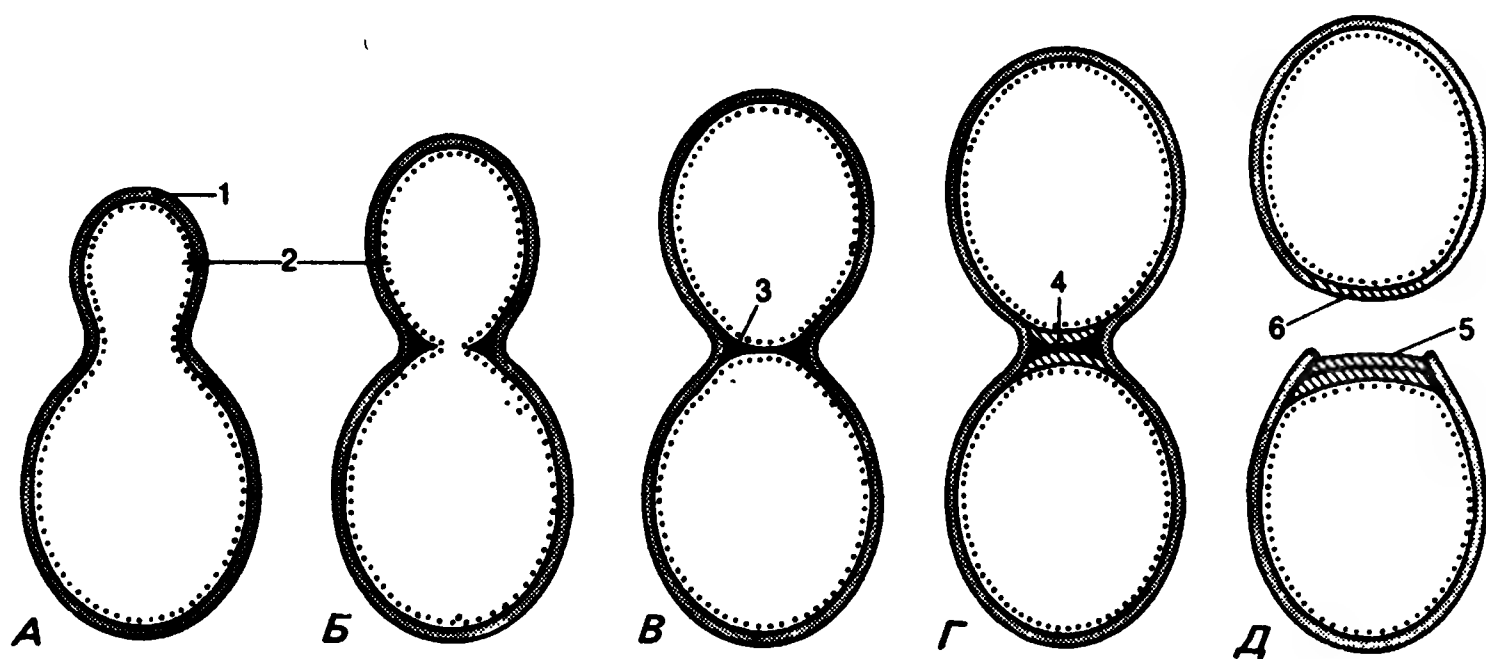


Рис. 10. Почкование клеток с образованием септ (голобластический тип, характерный для эндомицетов, например *Saccharomyces*); схема пяти последовательных стадий (Г—Д); 1 — клеточная стенка; 2 — плазмалемма; 3 — первичная септа; 4 — септа с вторично откладываемыми слоями; 5 — рубчик, 6 — «пупочная область» дочерней клетки (по Cabib et al., in: *Yeast, Mould and Plant Protoplasts*, под ред. Villanueva et al., 1973).

Процесс почкования (рис. 10) начинается с выпячивания клеточной стенки или ее внутреннего слоя (слоев) — в последнем случае под местом растворения или разрыва ее наружного слоя. Через проростковую пору выходит часть протопласта материнской клетки с (дочерним) ядром, изредка — с несколькими ядрами. Дочерняя клетка дорастает до размера материнской. Затем «перешеек» между ними перешнуровывается за счет образования поперечной перегородки. В зрелом состоянии почкующиеся клетки одного вида — материнские, дочерние, внучатые и т. д. — одинаковы по форме, размеру, окраске и типу почкования (апикальный — латеральный; биполярный — мультиполярный; ср. рис. 100, с. 208). Эти и другие детали позволяют грубо, хотя и не всегда легко, различить таксоны дрожжей, почкующихся *Ascomycota* и *Basidiomycota* (ср. рис. 188, с. 306); правда, в основном такие грибы классифицируют по физиологическим признакам.

Даже не слишком точно употребляя терминологию, под («истинными») дрожжами всегда понимают *Saccharomycetaceae* (*Endomycetes*, *Ascomycota*), а под «дрожжевидными организмами» — формы, «размножающиеся преимущественно почкованием клеток», не подразумевая при этом какого-либо таксономического родства.

У *Saccharomycetaceae* и их непосредственных сородичей, у *Ustomycetes* и некоторых других групп *Basidiomycota* (а возможно, и у некоторых других *Ascomycota*) почкование преобладает над ростом гиф или служит единственной формой роста; среди *Fungi imperfecti* почкующиеся грибы иногда объединяют в группу «*Blastomycetes*» (ср. с. 305 и далее; см., однако, с. 14 и 299). Морфологическим типам, различимым при почкова-

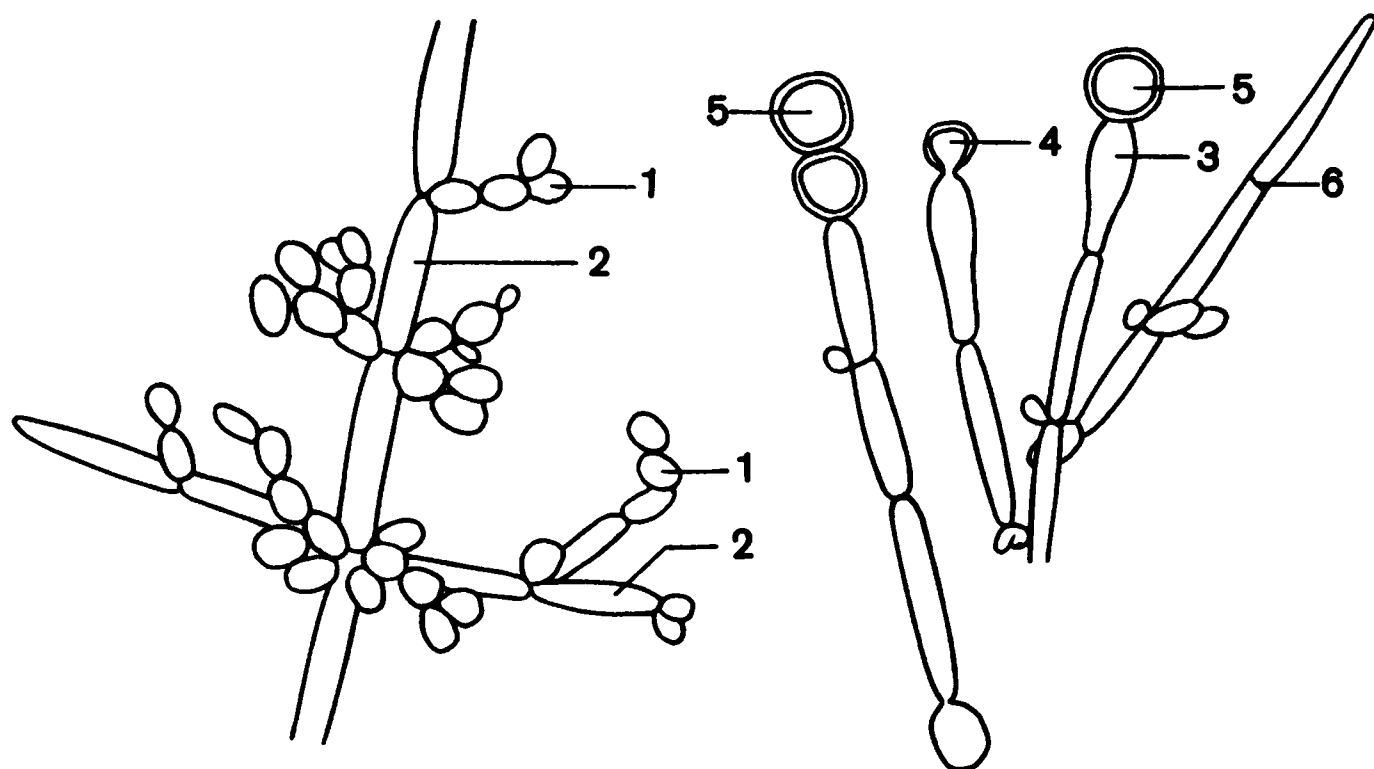


Рис. 11. *Candida albicans* в культуре на кукурузном агаре: 1 — почкующиеся клетки; 2 — псевдогифы; 3 — прохламидоспора; 4 — молодаяхламидоспора; 5 — зрелаяхламидоспора; 6 — настоящая поперечная стенка ($\times 600$)

нии клеток (ср. рис. 100, с. 208), соответствуют варианты образования бластоконидий (табл. 7, с. 65).

Переход от почкования к росту гиф. Некоторые обычно почкующиеся грибы могут расти и в виде гиф. У *Candida albicans* (рис. 11) этот переход происходит при микроаэрофильных условиях через промежуточную стадию псевдогиф, т. е. удлинённых клеток, которые либо продолжают почковаться, либо за счёт образования септ превращаются в настоящие гифы и в определенных обстоятельствах дают боковые ответвления.

Более четкие морфологические различия проявляются (если это вообще происходит) часто только с началом образования воздушных гиф, конидий или органов полового размножения, однако даже сумки дрожжей бедны признаками.

В естественном цикле развития Taphrinales (Ascomycetes) и головневых грибов (Basidiomycota) форма роста чаще всего строго связана с ядерной фазой: за экстраматрическим почкованием гаплоидных клеток следуют копуляции, дающие двуядерный (дикариотичный) инфекционный мицелий. Последний растет в тканях хозяина и заканчивает цикл развития слиянием ядер, редукционным делением и споруляцией. Однако многие дрожжевые грибы известны исключительно в вегетативной бесполой фазе.

Почкование «мицелиальных грибов». Помимо дрожжей и дрожжевидных микроорганизмов к почкованию способны и многие другие грибы. Оно происходит либо в определенной фазе их развития (как на упомянутой выше гаплоидной стадии у *Taphrina* или *Ustilago*), либо без смены ядерной фазы как реакция на воздействие внешних факторов.

Например, *Mycotypha africana* (Mucorales, Zygomycetes) в питательной среде с 20% глюкозы при 37°С растет исключительно в форме почкующихся клеток («круглых дрожжей»), а при обычном содержании сахара (например, 2%) или бо-

лее низких температурах (например, 27° С) — в виде гиф, быстро переходящих к спороношению.

У *Ajellomyces*, *Emmonsella* (Gymnoascaceae, Eurotiales, Ascomycetes) и *Paracoccidioides* (Hyphomycetes, Fungi imperfecti) — «классических» диморфных возбудителей микозов человека — почкование требует особой индукции (37° С, цистеин/цистин или кровь в питательном агаре). Фаза почкующихся клеток, или «тканевая форма», чаще всего встречается в органах пациентов; в лаборатории при одинаковых условиях в нее трансформируются не все штаммы, и наоборот, все (почкующиеся) клетки тут же изменяют форму роста при смене даже одного существенно-го фактора и начинают развиваться в форме гиф, соответствующей сапротрофной фазе; при этом возникают высокоинфекционные конидии.

«Черные дрожжи» — это почкующиеся стадии родов *Aureobasidium*, *Cladosporium*, *Exophiala* и других Moniliales (Deuteromycetes), а также некоторых Ascomycetes (например, возбудителей сажистой росы, см. с. 258). Почкующиеся клетки возникают чаще всего из темных материнских клеток; сами они, как правило, светлые, однако они темнеют при созревании за счет отложения меланина в клеточных стенках.

Особое значение почкования клеток заключается прежде всего в том, что наряду с ростом (биомассы) идет интенсивное размножение (увеличение числа самостоятельных вегетативных единиц). Преимуществом почкования в жидких средах противостоит очень слабое распространение колоний из таких клеток на твердых субстратах. Этот недостаток отчасти возмещается тем, что некоторые почкующиеся клетки переживают высыхание, разносятся сами по себе или с пылью и позже в отдаленном месте могут образовывать новые колонии.

Другие типы вегетативных талломов

Многие протисты и отдельные грибы высвобождают из покоящихся спор или зооспорангиев голые подвижные клетки. **Амебоидные клетки** встречаются, например, у *Amoebidium* (Zygomycota, рис. 98, В, Г, с. 205), но в основном у слизевиков (Mucormycota; см. с. 158 и далее); в последнем случае их часто называют **миксамебами**. **Жгутиковые клетки**, например **зооспоры**, активно передвигаются в жидкой среде. После этого некоторые из них на соответствующем субстрате инцистируются и при благоприятных условиях образуют там гифы или непосредственно спорангии, иногда снабженные ризоидами. При таком «непрямом прорастании» (см. с. 28) поглощение питательных веществ начинается только во второй фазе, после прикрепления. **Миксофлагеллаты** — зооспоры Mucormycota — обычно не прикрепляются к субстрату и не инцистируются, однако питаются и часто, утрачивая жгутики, превращаются в миксамебы, которые при определенных условиях попарно копулируют. Из клеток, возникших в результате слияния, развиваются голые вегетативные тела с множеством диплоидных ядер (плазмодии). Таким образом, поглощение питательных веществ у миксомицетов идет как в гаплоидной фазе (миксофлагеллатами и/или миксамебами), так и в диплоидном состоянии — плазмодиями. Подробности описаны в таксономической части книги (с. 156 и далее; ср. табл. 8, с. 70).

Органеллы грибной клетки

Грибные клетки могут иметь самый различный облик, но все они сходны между собой набором основных структур, особенно на уровне клеточных органелл. Впрочем, чаще всего данные признаки характерны не только для «грибов», но и для большинства эвкариот. В рамках принципиально сходной клеточной организации все-таки можно обнаружить некоторые особенности и иногда связать их с определенными таксонами.

На рис. 12 и в табл. 3 представлены обсуждаемые ниже органеллы.

Клеточное ядро (*nucleus*, *karyon*) содержит в себе важнейшую наследственную информацию и передает ее дальше. Его основной компонент — хромосомы, которых всегда несколько (в бактериальной клетке хромосома только одна); их генетическая функция определяется дезоксирибонуклеиновой кислотой (ДНК). Наряду с этим в ядре находятся так называемая нуклеоплазма (содержащий белки «ядерный сок») и чаще всего одно ядрышко (*nucleolus*). Ядро окружено субмикроскопической пористой двойной мембраной (ядерной оболочкой).

У всех организмов передача содержащейся в ядре генетической информации происходит двояко.

1. «Рабочее ядро» (в фазе между ядерными делениями; это его состояние раньше неудачно называли «покоящимся») передает ее цитоплазме своей клетки (у ценоцитов — сфере своего влияния — энергиде). Необходимые для этого нуклеотиды образуются в цитоплазме, но соединяются друг с другом на хромосомах, т. е. на нитях ДНК в их составе.

Хромосомы рабочего ядра предположительно существуют в форме длинных нитей. Эти беспорядочно извитые образования погружены в нуклеоплазму и в этой фазе не выявляются индивидуально посредством

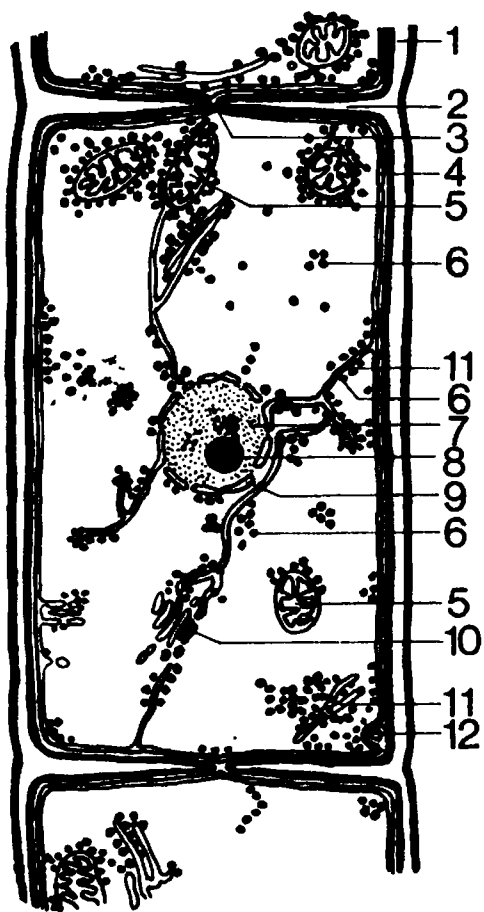


Рис. 12. Схематизированный продольный срез гифальной клетки аскомицета: 1 — клеточная стенка (наружная стенка гифы); 2 — поперечная стенка гифы (септа); 3 — септовая пора; 4 — плазмалемма; 5 — митохондрия; 6 — рибосомы; 7 — ядро; 8 — ядрышко; 9 — ядерная мембрана; 10 — диктиосома (аппарат Гольджи); 11 — эндоплазматический ретикулум; 12 — ломасома

Таблица 3. Клеточные органеллы

Органелла	Характеристики у		Особенности у грибов и грибоподобных протистов
	прокариот	эукариот	
Ядро (с. 38 и далее) или его гомолог	Нуклеоид (эквивалент ядра)	Ядро (истинное ядро, митозное ядро)	
Хромосомы	Единственная кольцевая	Всегда несколько	Обычно в небольшом числе, короткие
Метафазная пластинка	—	Четко выражена	Чаше всего отсутствует
Ядерная мембрана (с. 41 и далее)	Отсутствует	При делении ядра исчезает	При ядерном делении обычно сохраняется
Ядрышко (с. 41)	Отсутствует	Имеется	Обычно имеется, у зооспор часто заменяется ядерным колпачком
(Число ядер на клетку)	1 или немного	Как правило, 1	Несколько, реже 1
Митохондрии (с. 42)	Отсутствуют	Несколько	Несколько, однако в некоторых зооспорах 1
Рибосомы (с. 42)	70S	80S	
Полярные тельца веретена (с. 41 и далее)	Отсутствуют	Имеются	Чаше всего имеются
Жгутики (с. 44 и далее) (если имеются)	Нефибриллярные или с немногими фибриллами	От 1 до нескольких, часто с фибриллами, расположенными по типу 9 + 2	1 или 2 на клетку (как исключение, 4), всегда с фибриллами по типу 9 + 2
Клеточная стенка (с. 45 и далее)			
Скелетная основа (табл. 11 и 12, с. 85 и далее)	Как правило, муреин	У растений целлюлоза	Хитин, целлюлоза, другие глюканы или полисахариды
(Деление клетки)	Часто коррелирует с содержанием ДНК	Как правило, коррелирует с делением ядра	Обычно не зависит от деления ядра (особенно в вегетативном талломе)

окрашивания. Их активность проявляется прежде всего в физиологических функциях клетки.

2. В ходе деления каждая хромосома приобретает компактную, индивидуальную, воспроизводящуюся при каждом делении форму, четко выявляемую при окрашивании; именно это состояние ядра исследуется в подавляющем большинстве кариологических работ.

Митоз (рис. 13)—это обычное, бесполое, вегетативное деление ядра у эукариот. Он предполагает предварительное удвоение ДНК в **хромосомах**, а также подготовку их продольного расщепления (разделения на две идентичные хроматиды, становящиеся в дальнейшем дочерними хромосомами; ср. рис. 62, с. 114). С механизмом митоза связано также полярное тельце веретена (ПТВ; ср. с. 41 и рис. 13, 5). Если оно непарное, то делится перед началом митоза, и его половины перемещаются к противоположным или расположенным под углом 90° местам в клетке, как правило, за пределами ядерной оболочки, а иногда в ее наружных углублениях.

С началом ядерного деления хромосомы становятся различными: они укорачиваются и утолщаются (профаза, рис. 13, Б), а затем располагаются между двумя полюсами веретена (метафаза, рис. 13, В). В этом, как и в последующем разделении дочерних хромосом (анафаза, рис. 13, Г), участвуют **микротрубочки**, которые как «нити веретена» либо (а) тянутся от полюса к полюсу, либо (б) идут от полюсов к каждой из хромосом, либо (в) расходятся от полюсов короткими лучами. Тубулины — сходные с актином белки микротрубочек — полимеризуются под влиянием ПТВ (даже *in vitro*). Позже дочерние хромосомы расходятся к полюсам веретена (анафаза — телофаза, рис. 13, Г, Д). Достигнув их, они опять приобретают (рабочую) форму длинных нитей, и в каждом дочернем ядре заново формируется ядрышко (телофаза, рис. 13, 2).

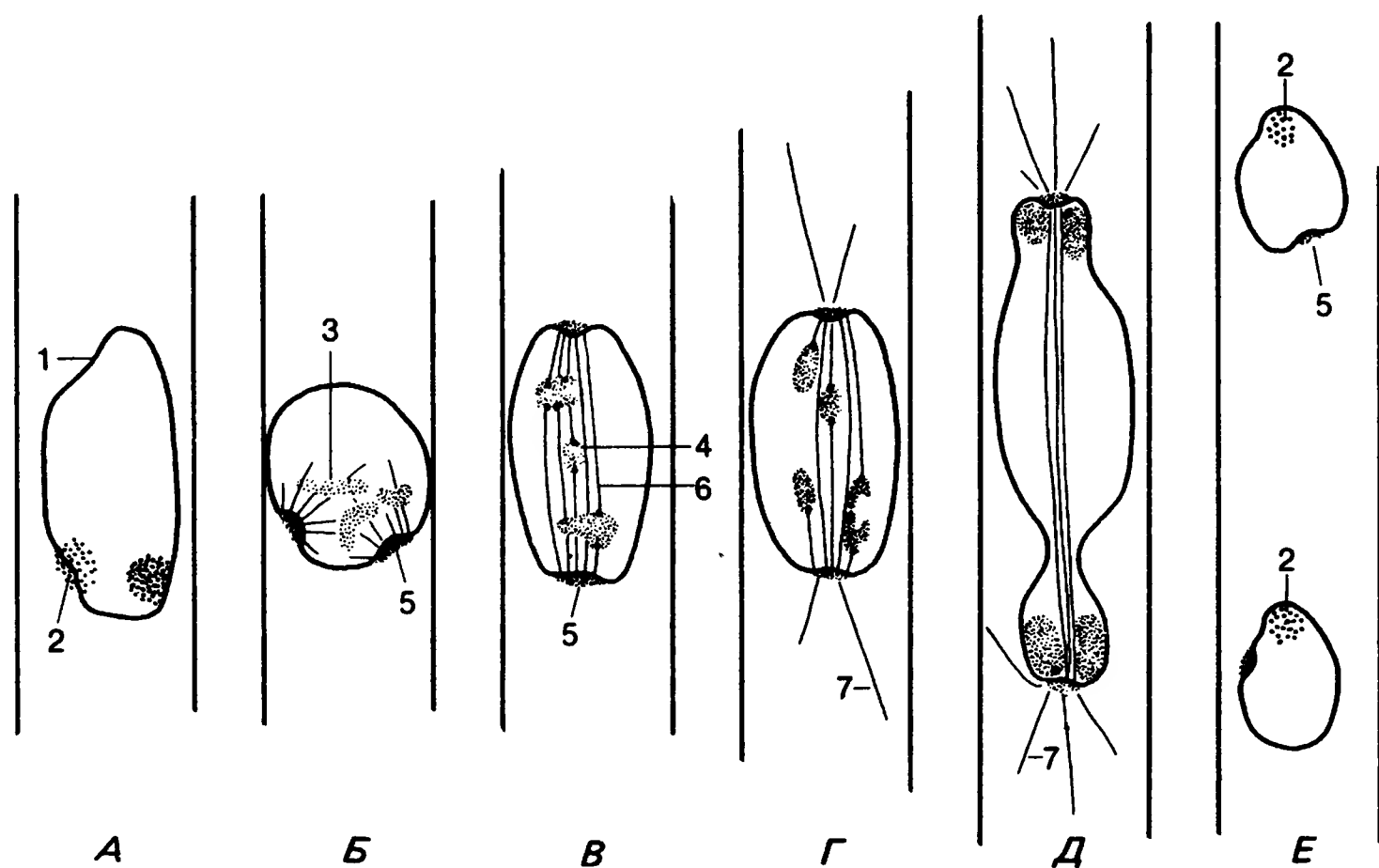


Рис. 13. Митоз в вегетативных гифах несовершенного гриба *Fusarium oxysporum*: А — ядро перед делением (интерфаза); Б — профаза; В — метафаза; Г — анафаза; Д — телофаза; Е — два дочерних ядра (интерфаза); 1 — ядерная мембрана; 2 — ядрышко; 3 — хромосомы; 4 — кинетохор; 5 — полярное тельце веретена; 6 — внутриядерные хромосомные нити веретена; 7 — внеядерные цитоплазматические микротрубочки (полусхематично, по Beckett et al., 1974)

Митоз длится от 5—6 мин (например, у *Allomyces*, *Chytridiomycetes*; *Ascobolus*, *Ascomycetes*; *Aspergillus*; *Fisarium*, *Deuteromycetes*; у многих *Basidiomycetes*) до нескольких часов (около 45 мин у *Ustilago*, примерно 2 ч у *Mucor*).

Заслуживают внимания некоторые особенности митоза у грибов и протистов.

1. **Ядерные мембраны**, в противоположность наблюдаемому у животных и растений, у большинства грибов и у многих грибоподобных протистов не разрушаются (за исключением части *Mucormycetes* и отдельных представителей других групп). У многих базидиомицетов в них образуются «полярные окна», т. е. отверстия в области внеядерных полюсов веретена.

2. **Ядрышко** во время профазы, как правило, разрушается и в телофазе образуется заново. Однако у некоторых представителей *Mucorales* (*Zygomycetes*) оно сохраняется, а иногда (например, у некоторых *Chytridiomycetes*, *Basidiomycetes* с дрожжевидным ростом и головневых грибов, а также немногих дрожжей) — чаще всего одновременно с перешнуровкой ядерной мембраны при образовании дочерних ядер — выталкивается в цитоплазму.

У некоторых организмов ядрышка нет, а в зооспорах даже неродственных между собой грибов вместо него обнаруживаются ядерные колпачки, содержащие либо, как и ядрышки, 50—70% РНК и 30—50% белка, а иногда и другие вещества (ДНК?), либо рибосомы.

3. **Полярные тельца веретена (ПТВ)** чаще всего прилегают к ядерной мембране, а иногда находятся в ее углублениях — либо снаружи, либо, значительно реже, внутри ядра (например, у *Physarum*, *Mucormycetes*; у некоторых *Oomycetes*).

По-видимому, в отдельных случаях функцию ПТВ берут на себя организационные центры, не выявляемые с помощью электронного микроскопа. ПТВ содержат РНК, возможно, также ДНК, а у жгутиковых клеток всегда связаны с центриолями (центросомы; цилиндрические тельца с 9 триплетами микрофибрилл по периферии) и с кинетосомами, или блефаропластами.

В случае развивающихся зооспор одна из центриолей, иногда вместе с ядром, перемещается к границе клетки, и из нее или в непосредственной близости от нее быстро возникает жгутик, одетый плазмалеммой. Вторая центриоль остается рядом с ядром; ее функция у двужгутиковых форм ясна и связана с образованием второго жгутика — после первого или одновременно с ним. Центриоль образует блефаропласт (кинетосому) или ассоциирует с ним. Эти три органеллы как пространственно, так и функционально тесно связаны не только между собой, но и с ядром. Возможно, кинетосома определяет, помимо прочего, полимеризацию и активность тубулина, т. е. формирование и работу микротрубочек (ср. рис. 13 и рис. 33, с. 63). Эти реакции подавляются многими митотическими ядами, канцерогенами и противоопухолевыми средствами типа гризеофуль-

вина и метилбензимидазол-2-илкарбамата (действующее вещество «бенонила»). Их спектры действия отчасти неодинаковы (*Zygomycetes* и/или *Oomycetes* в обоих случаях нечувствительны). С тубулином связываются также вещества растительного происхождения винбластин и подофиллин, для которых, как и для яда грибного происхождения фаллоидина, известно антиактиновое действие.

Названия (ПТВ, НАО-ассоциированная с ядром органелла, центриоль, центросома, кинетосома, ризопласт, корешок, блефаропласт и т. д.) отчасти перекрываются, используются в разных значениях или неясны. При изучении оригинальных работ следует всякий раз обращать внимание на авторские определения.

Митохондрии (хондриосомы) содержат ферменты дыхательной цепи, окислительного фосфорилирования и цикла лимонной кислоты (ср. с. 90 и далее); их дефекты приводят, например, к мутантам “*petites*” (ср. с. 120). Митохондрии обладают собственной ДНК в виде кольцевой хромосомы и размножаются автономно (хотя и в зависимости от общего состояния клетки, определяемого ядром) по типу бактерий, т. е. путем поперечного деления или почкования. В зооспорах *Chytridiomycetes* митохондрия одна (ср. рис. 33, 6); прочие клетки грибов, грибоподобных протистов и остальных эвкариот всегда содержат по несколько митохондрий. По своим размерам — диаметр 0,5—0,8 мкм и длина от долей микрометра до нескольких микрометров — митохондрии находятся на границе разрешения светового микроскопа. Их внутренние структуры у оомицетов и гифохитриомицетов трубчатые (тубулярные), а у прочих грибов — пластинчатые (ламеллярные); их можно использовать для различения *Mucormycetes* и *Acrasiomycetes* (Dykstra M. J. *Mycologia* 69 [1977] 569—591).

Рибосомы — это органеллы синтеза белка. Так как их размеры составляют около 20—80 нм, они различимы только в электронном микроскопе. Основной компонент рибосом — РНК — образуется на ядерной ДНК и вместе с белками накапливается в ядрышке или ядерном колпачке. В цитоплазме часть рибосом располагается беспорядочно, однако большинство их прикреплено к мембранам эндоплазматического ретикулума, митохондриям, другим органеллам или частицам (см. рис. 12), а в ядерных колпачках они иногда выглядят плотно упакованными.

Рибосомы прокариот и эвкариот различаются не только седиментационными свойствами, но и структурой поверхностных белков, возможно, определяющих отношение к ингибиторам. Поэтому синтез белка иногда подавляется только в прокариотных, а иногда — только в эвкариотных клетках. Исключение составляют аминогликозидные антибиотики касугамицин и валидамицин (ср. рис. 56, с. 98), надежно подавляющие развитие грибов, наносящих хозяйственный ущерб, например, в рисоводстве, хотя на уровне рибосом кажется понятным только молекулярный механизм их антибактериального действия.

Элементарные мембраны. Термин «гиалоплазма», означающий опти-

чески пустые участки клеточного содержимого, соответствует данным световой микроскопии и может вводить в заблуждение, поскольку чаще всего и здесь электронный микроскоп позволяет различить определенные структуры. К ним относятся прежде всего эндоплазматический ретикулум (ЭР)—сеть двойных ламелл (элементарных мембран), трубочек и шаровидных частиц. Все они построены по одному принципу. Толщина электроноплотных слоев мембран составляет 2—3 нм, электронопрозрачных промежутков между ними — 2—4 нм, общая толщина мембран — порядка 8 нм (80 Å). Основные их компоненты — липиды, белки и липопротеины. Части ЭР возникают и исчезают по мере надобности; характерные для определенных состояний формы (ламеллы, трубочки, шарики) переходят друг в друга. Рибосомы связываются с ЭР («шероховатый ЭР») и предположительно могут вновь отделяться от него; ЭР без находящихся на нем рибосом выглядит в электронном микроскопе и называется «гладким». Система ЭР служит для внутриклеточного транспорта веществ и образует почти все поверхности раздела в цитоплазме. В некоторых участках последней элементарные мембраны определенной конфигурации расположены в определенном порядке и выполняют определенные функции; примерами служат плазмалемма (наружная мембрана клетки), ядерная мембрана (см. с. 33), парентесома (рис. 9, Г, Д, с. 34), тонопласт (мембрана вакуоли); твердые включения часто также окружены двойными ламеллами, тогда как у телец Воронина (рис. 9, Б, 2) наблюдались «половинные» (однослойные) мембраны. Диктиосомы, или тельца Гольджи, играющие у растений важную роль в синтезе клеточной стенки, встречаются и у грибоподобных протистов; особенно много их в дифференцирующихся спорангиях. У грибов вместо них встречаются преимущественно скопления ЭР с небольшим количеством ламелл.

Микросомы и подобные им органеллы. К настоящему времени удалось установить связь различных функций цитоплазмы с определенными внутриклеточными структурами. Примером могут служить хитосомы и другие пузырьки, участвующие в синтезе клеточной стенки (рис. 4, с. 29; ср. с. 30), пероксисомы и глиоксисомы. Клетки дрожжевидных грибов, ассимилирующие C_1 -соединения, содержат особые «микротельца», которые отсутствуют у питающихся иначе клеток того же вида. Принято считать, что их образование — проявление адаптивных ферментных возможностей грибов. В волютиновых тельцах (dancing bodies), ассоциированных с крупной заполненной жидкостью вакуолью многих дрожжевых клеток, видят органеллы, служащие для накопления полифосфатов. В световом микроскопе сразу же бросаются в глаза жировые вакуоли грибной клетки. По их наличию в гифах судят о перенасыщении питательной среды углеводами («ожирении»); однако накоплением жира сопровождается и нормальное развитие определенных спор и спорангиев. Во время дифференцировки последних (см., например, с. 57 и далее, рис. 31) жир аккумулируется сначала в виде мелких капель, которые объединяются в более крупные вакуоли, а иногда (прежде всего, в покоящихся клетках) обра-

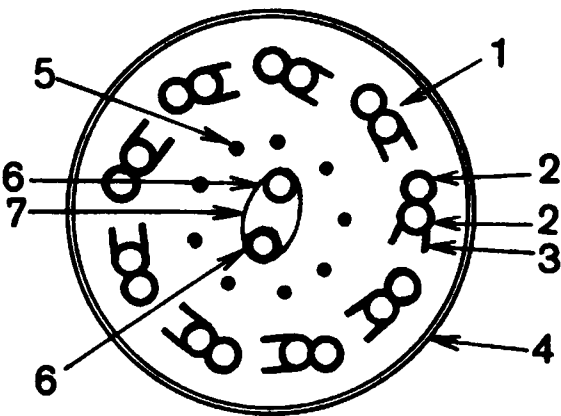


Рис. 14. Схематический поперечный срез жгутика: 1 — наружный дуплет микротрубочек; 2 — отдельные микротрубочки пар, 3 — «ручка» микротрубочки, 4 — жгутиковая оболочка; 5 — вторичные микротрубочки; 6 — две внутренние (одиночные) микротрубочки; 7 — центральный чехол (примерно $\times 48\,000$; по Gibbons, Grimstone)

зуют в конечном счете одну вместительную центральную вакуоль. При прорастании запас жира реактивируется: сперва крупная вакуоль распадается на капли меньшего размера, а те впоследствии исчезают по мере роста вегетативного тела.

Жгутики (flagella) — это двигательные органеллы зооспор, планогамет и планозигот грибоподобных протистов. По тонкому строению они отличаются от аналогичных органелл бактерий (нефибриллярных или состоящих лишь из нескольких фибрилл), но сходны со жгутиками простейших и многих подвижных гамет растений и животных тем, что содержат две центральные одиночные и девять периферических двойных фибрилл (рис. 14).

Жгутики грибов бывают двух типов: гладкие и перистые (рис. 15); на поперечном срезе их строение совпадает, у придатков перистого жгутика нефибриллярная природа. Дальнейшие различия между типами зооспор грибов включают число жгутиков на клетку (один или два) и место их прикрепления относительно направления движения.

Место прикрепления	Характер жгутикования	Тип клетки
Спереди	Апикальный	Акроконтный
Сбоку	Латеральный	Плевроконтный
Сзади	Терминальный	Опистоконтный

При работе все жгутики совершают волнообразные (ундулирующие) движения, обусловленные ритмичными сокращениями тубулиновых

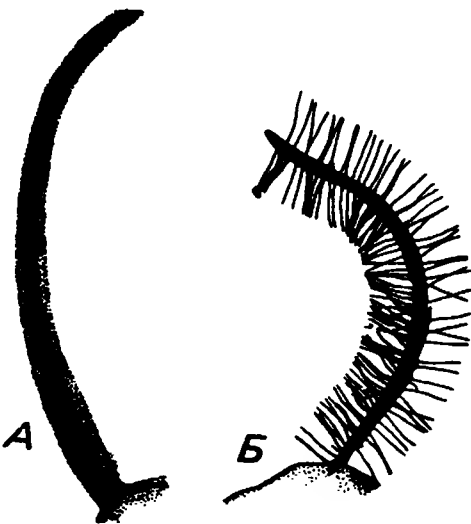


Рис. 15. Типы жгутиков: А — гладкий, Б — перистый (примерно $\times 1750$; по электронномикроскопическим снимкам Manton et al.)

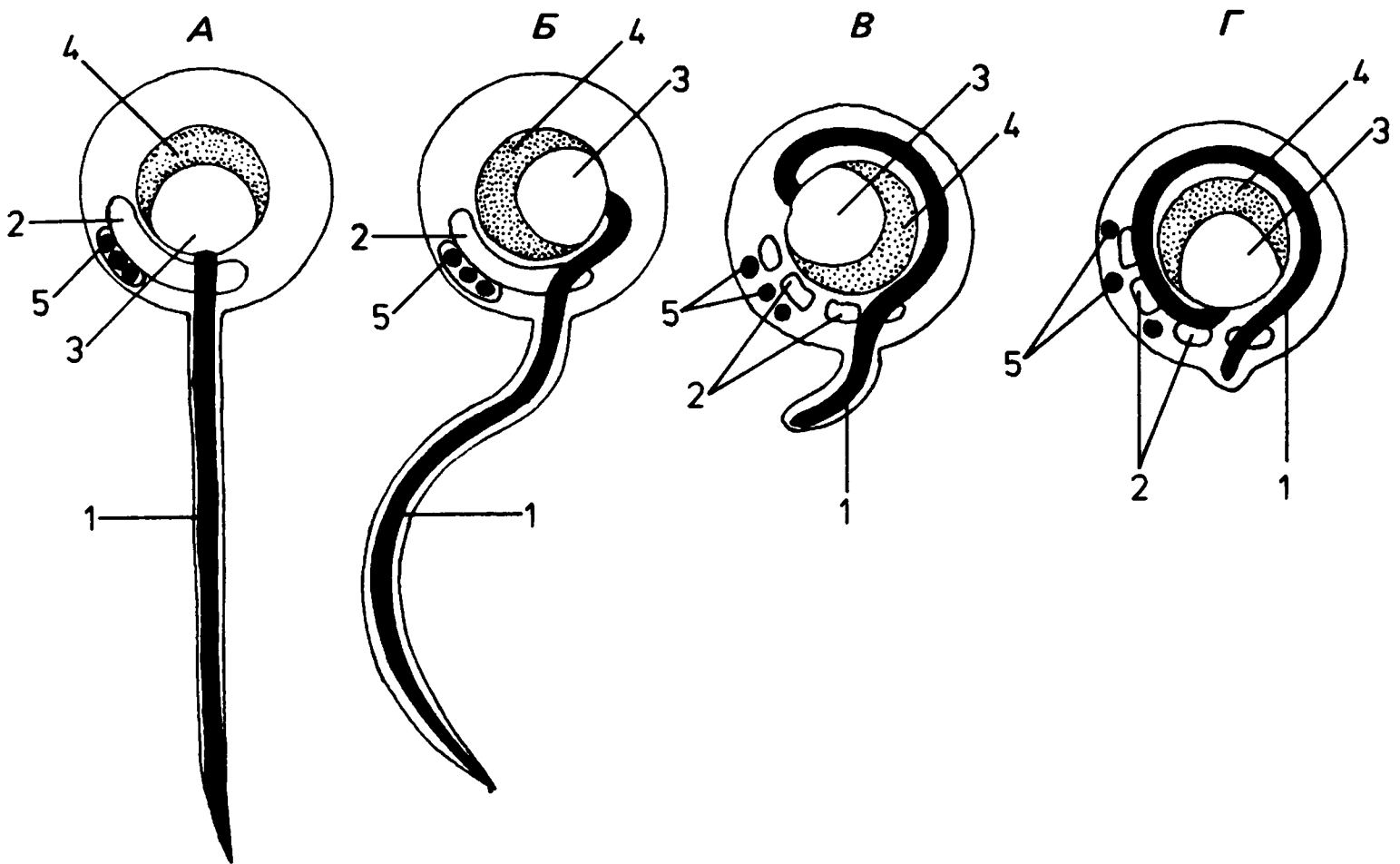


Рис. 16. Втягивание жгутика хитридиомицета *Blastocladiella emersonii* (Blastocladiales). **А.** Спора перед втягиванием жгутика; клетка содержит единственную митохондрию и возле нее плотно упакованные липидные тельца. **Б.** Начало втягивания посредством (гипотетически) поворота ядра. **В.** Продолжение связанного с поворотом ядра втягивания жгутика; начало фрагментации митохондрии. **Г.** Клетка с почти втянутым жгутиком, несколькими митохондриями меньшего размера и рассеянными липидными частицами (ср. рис. 17, Г): 1 — жгутик; 2 — митохондрии; 3 — ядро; 4 — ядерный колпачок; 5 — липидная частица (схематично, примерно $\times 1500$; по Cantino et al.)

структур в составе отдельных фибрилл, происходящими с затратой энергии. У дву- и многожгутиковых клеток движения отдельных жгутиков согласованы между собой. Терминальный жгутик способен выдвигаться и втягиваться. Тип, число и место прикрепления жгутиков используют для различения классов низших грибов (см. рис. 2, с. 13).

Подвижная фаза жгутиков клеток (зооспоры, планогаметы, жгутиковые зиготы) всегда ограничена по времени и оканчивается прикреплением к субстрату или контактом с партнером вследствие «истощения» или внешнего шока. В последнем случае жгутик довольно часто отбрасывается; обычно же далее, как правило, следует покоящаяся стадия (иногда в виде цисты) или (прежде всего у миксомицетов) преобразование миксофлагеллат в миксамебы.

Известны различные варианты механизма втягивания жгутика (рис. 16). Так, начиная с конца, он может сначала свернуться с образованием маленького пузырька, который позже сольется с содержимым клетки. Рис. 17 иллюстрирует важнейшие типы втягивания жгутика, которые часто сочетаются друг с другом (Koch, 1968).

Клеточная стенка, будучи самоорганизующейся, постоянно расширяющейся и изменяющейся по мере роста и развития структурой (ср. прора-

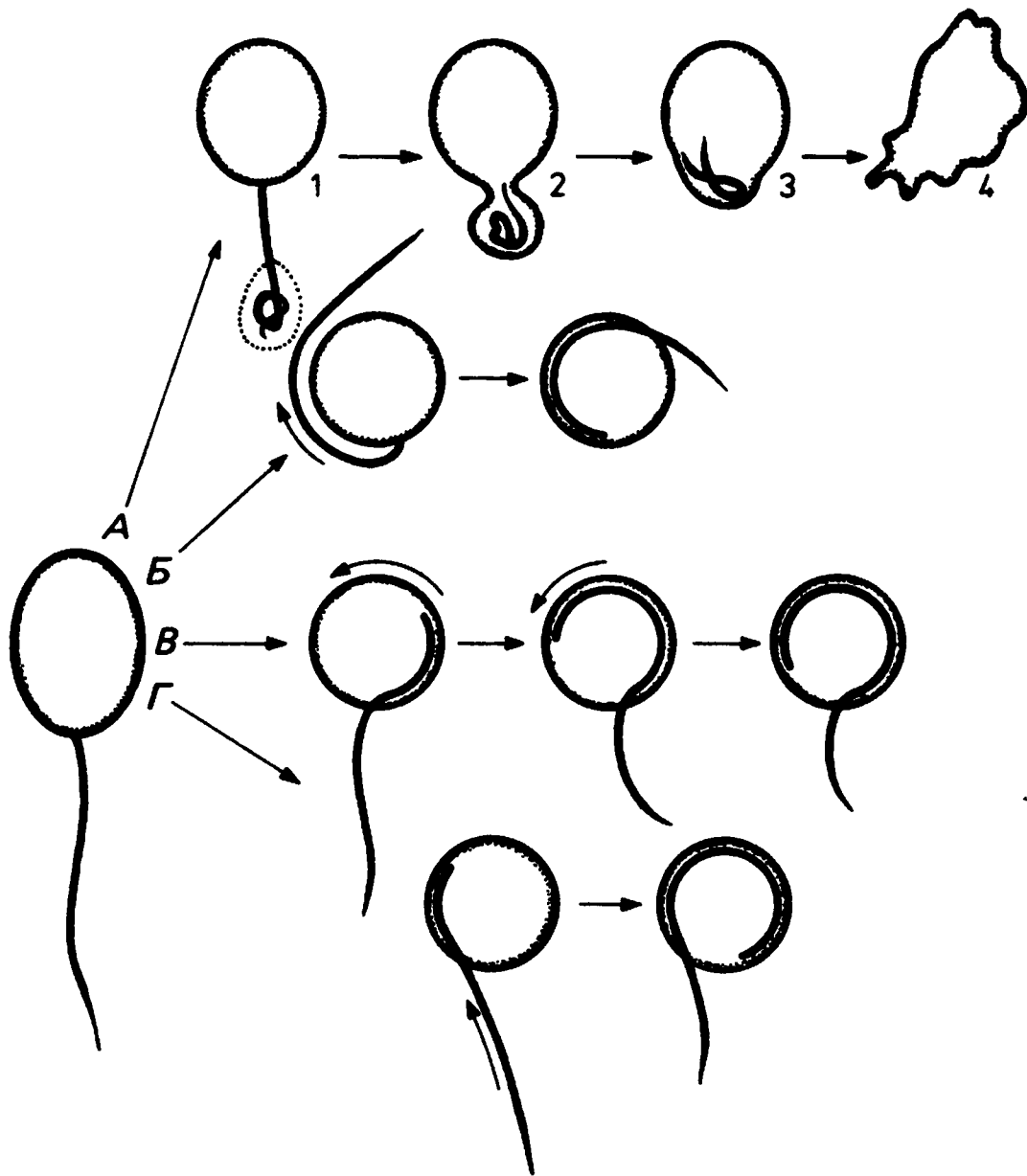


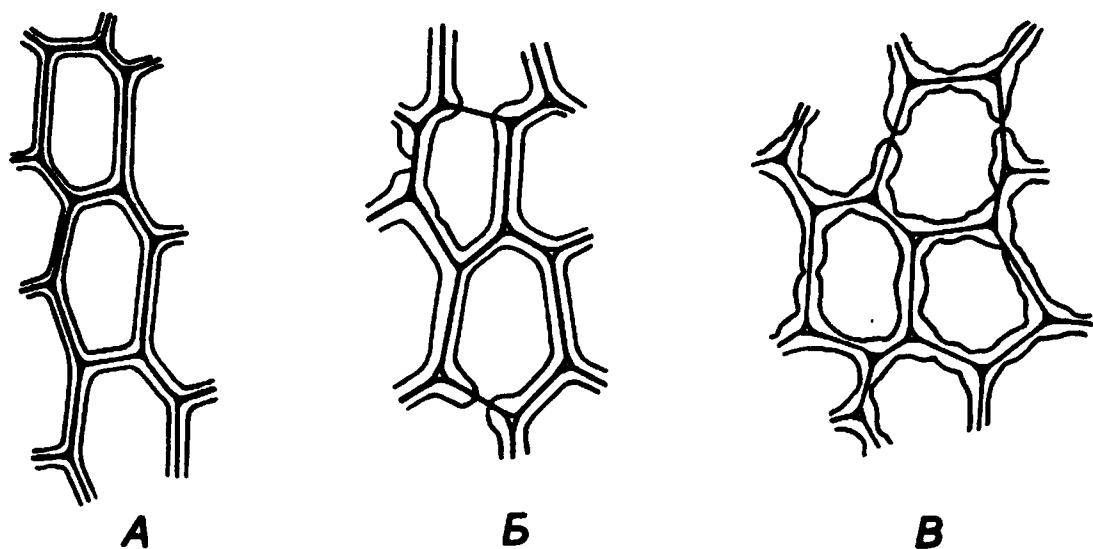
Рис. 17. Схема втягивания жгутика у зооспор разных хитридиомицетов. *А.* Везикулярный тип: 1 — зооспора с пузырьком (везикулой), в котором уже свернут конец жгутика; 2 (через 10 с) — начало втягивания пузырька со жгутиком внутрь клетки; 3 (через 1 с) — продолжение процесса их слияния; 4 — получающаяся в результате амебоидная клетка *Б.* Поглощение жгутика, предварительно обернутого вокруг тела клетки (“lash around”). *В.* Втягивание с поворотом клетки (“body twist”, не идентично рис. 16). *Г.* Втягивание жгутика с минимальным поворотом клетки (“straight in”) (по Koch W. J., Amer. J. Bot. 55 [1968], 841—859)

стание, рост гиф и т. д., с. 28 и далее), является экскреторной органеллой, относящейся к так называемой параплазме, однако может содержать ферменты и другие высокоактивные вещества и в зависимости от обстоятельств вновь вовлекаться в обмен веществ. Общее понятие «антигены клеточной стенки» отражает важные серологические свойства грибной клетки, которые, как и прочие свойства ее стенки, меняются в определенных границах в зависимости от стадии жизненного цикла. Вместе с силами, генерируемыми соседними клетками, и тургором (избыточным осмотическим давлением клеточного содержимого) стенка определяет форму клетки и гарантирует ее относительные стабильность и самостоятельность.

Особые формы клеточной стенки встречаются в талломах, не состоящих из обычных гиф. Это иллюстрируют следующие примеры:

1. Объединения клеток (ткани), выполняющих общую функцию и происходящих из одной-единственной клетки путем неоднократных

Рис. 18. Утолщенные клеточные стенки в стро-
ме Dothideaceae: А—
Plowrightia ribesia; Б—
Dothidea puccinioides; В—
D. sambuci (× 650, по
Loeffler W., Phytopathol.
Z. 30 [1957], 349—386



продольных и поперечных делений, встречаются, например, в многоклеточных спорах, а также в некоторых типах склероциев и плодовых тел аскомицетов и дейтеромицетов (ср. рис. 29, с. 56 и рис. 117, с. 229).

2. Иногда материал стенки выделяется сквозь нее на поверхность; еще чаще наблюдается ее утолщение путем дополнительного отложения (аппозиции) материала с внутренней стороны (рис. 18).

3. Скульптурованность стенок спор бывает разного происхождения. Иногда снаружи откладывается «экзоспорий» из остатков плазмы спорангия. Бородавки, складки и сходные структуры у спор ржавчинных грибов, напротив, относятся к самой клеточной стенке; уже перед ее синтезом у плазмалеммы наблюдаются отклонения от гладкой формы.

4. У аскоспор нескольких групп аскомицетов есть слизистые липкие чехлы или придатки (ср. с. 256). Стенки некоторых из этих и ряда других грибов, например, дрожалковых (*Tremellales*, *Basidiomycetes*) набухают при погружении в жидкость.

5. В стромах битуникатных аскомицетов (*Dothideales*, см. с. 257) при возникновении локул (полостей, в которые вырастают сумки) сначала разрушаются дополнительные слои клеточных стенок, позже остальные их части и, наконец, протопласт, а продукты разложения поглощаются развивающимися аскогенными гифами и сумками (ср. рис. 117, с. 229). Характеристика клеточной стенки как экскреторной органеллы ни в коей мере не исключает ее вторичных видоизменений, а также позднейшего полного разрушения.

6. У миксомицетов, которые никогда не образуют гиф, клеточные стенки возникают только на покоящейся и репродуктивной стадиях.

7. Многие клеточные стенки грибов многослойны. Оба слоя стенки битуникатных сумок трудно выявить непосредственно, но об их наличии говорят особенности высвобождения спор (см. рис. 113, с. 225). В клеточных стенках покоящихся спор гифохитриомицетов хитиновый и целлюлозный слои резко отграничены друг от друга. Природа многослойности клеточных стенок грибов разная; например, слои могут различаться ориентацией полисахаридных микрофибрилл, пигментацией или особенностями поведения при образовании конидий, как показано на рис. 34, 35, А (с. 63) и 40 (с. 67).

8. Многие детали видоизменений стенки в ходе развития грибов описаны только в последние годы; особенно полно с этой точки зрения исследованы деления и почкование дрожжевых клеток (ср. рис. 100, с. 208).

9. Различия клеточных стенок, обусловленные развитием и окружающей средой, наблюдаются между почкующимися клетками и клетками гиф, между вегетативными и генеративными структурами и вообще между неодинаковыми ростовыми формами одного и того же гриба. Особенности формы, тонкого строения или химического состава клеточных стенок разных грибов можно использовать для таксономии лишь с учетом этих ограничений.

10. Состав клеточной стенки (полисахаридов и т. д., см. табл. 11, с. 85 и табл. 12, с. 86) определяет ее форму, свойства и служит важным таксономическим признаком.

Дифференцировка таллома

По мере роста и развития колонии гриба или грибоподобного протиста питательная среда изменяется. Это в свою очередь действует на организм, сказываясь на его дальнейших реакциях. Среда может обедняться питательными веществами, высыхать или разжижаться; наряду со сдвигами рН, окислительно-восстановительного потенциала и осмолярности, начинают влиять ингибирующие (антибиотики) и стимулирующие (ростовые факторы, гормоны) вещества окружающей среды, отклоняются от исходных значений концентрации кислорода и двуокиси углерода и т. д. Выживанию грибов это обычно не угрожает, так как вследствие эволюционного отбора у них сформировались реакции на изменяющиеся условия существования. Как морфологические последствия физиологических адаптаций могут закладываться поперечные перегородки, отдельные возникающие при этом клетки — отчленяться или превращаться в спорангии, почкование сменяться ростом гиф (реже наоборот) или же на субстратном мицелии образуются воздушные гифы. Если условия изменяются незначительно и постепенно, форма гриба (размер клеток, толщина их стенки, степень агрегации гиф и т. д.) модифицируется также плавно. Так, в образовании хламидоспор и ловчих гиф участвуют лишь незначительные части таллома. При глубоких или длительных изменениях среды происходит качественные перестройки, в целом называемые переходом от первичного к вторичному обмену веществ: вегетативная фаза завершается и начинается репродуктивное развитие. Внешне это выражается в образовании воздушного мицелия, конидий или плодовых тел. К концу такого развития в экстремальном случае (у голокарпных грибов) все части вегетативного таллома превращаются в покоящиеся или расселительные структуры или же отмирают.

Процессы дифференцировки ведут, с одной стороны, к органам, необходимым для дальнейшего питания, а с другой — к типичным репродуктивным образованиям (табл. 4).

Таблица 4. Функциональная и морфологическая дифференцировка таллома

Фаза цикла развития	Функция	Типичные грибные органы	Примеры
Вегетативная	Прорастание	Проростковая гифа; почкующаяся клетка	Рис. 4, 6, 10
	Поселение на хозяине ¹	Апрессорий, гифоподий, ловчая гифа, другие органы прикрепления	Рис. 19—21
	Бесполое	Заражение ¹	Рис. 21
		Разрастание, увеличение биомассы	Рис. 24
		Перфорационная гифа ¹ , столон, ризоморфа, гаусторий, субстратный мицелий, почкующаяся колония	Рис. 25, 26 Рис. 21, 125, Д Рис. 10
Репродуктивная	Перенесение неблагоприятных условий	Хламидоспора, склероций и т. д.	Рис. 27—30
	Распространение (споруляция)		
	— Бесполое спороношение (анаморфа)	Плодовое тело, конидиеносец, конидия, спорангий, зооспора, апланоспора	Табл. 5—7; ср. с. 57 и далее
	— Половая реакция	Гамета, гаметангий; аскогон, трихогина; антеридий, спермаций	Табл. 6
	Половое спороношение (телеоморфа)	Спорокарп; покоящаяся спора; ооспора; зигоспора; сумка, базидия и т. д. с мейоспорами	Ср. «Система грибов и грибоподобных протистов», с. 156 и далее

¹ Типично выражено только у паразитов

Разные стадии развития отдельной колонии, растущей на твердом питательном субстрате, иногда проявляются в концентрических зонах, соответствующих разному возрасту ее частей. В перемешиваемых погруженных культурах морфология грибного мицелия изменяется постепенно и нечетко, однако перестройка обмена веществ происходит и здесь, причем во всем частях культуры приблизительно одновременно (например, внезапное начало и быстрый рост образования антибиотиков, пигментов и т. д.).

Все эти реакции грибов, хотя и вызываются внешней средой, происходят в генетически установленных границах; это относится даже к «микроциклическому» развитию.

Так называют спровоцированное шоком спороношение без поглощения питательного субстрата (важнейшие компоненты которого по эндогенным причинам не усваиваются организмом). Например, *Aspergillus niger* в жидкой среде после 24 ч инкубации при + 44° С (шок) и последующих 24 ч при 25—30° С практически не образует из конидий гиф, а лишь конидии на нетипичных конидиеносцах, тогда как при тех же условиях без шока — лишь мицелий.

Стадии развития грибов (ср. табл. 4, левый столбец). Основные функции «типичных» грибов и грибоподобных протистов — рост, т. е. увеличе-

ние биомассы, на вегетативной стадии и размножение, т. е. споруляция, на репродуктивной.

Понятие «размножение» применимо к грибам не в универсальной трактовке, а самое большее в особом смысле. Популяции людей, животных и высших растений состоят из смертных диплоидных особей, и процессы «размножения» ведут здесь к обновлению популяций от поколения к поколению. Нечто отдаленно сравнимое встречается лишь в немногих группах грибов и грибоподобных протистов, прежде всего у тех, чьи талломы в зависимости от сезона погибают, и перезимовывают, например, только покоящиеся клетки, или же в случае преобразования всего вегетативного тела в репродуктивные органы (голокарпное развитие, например, у *Plasmodiophoromycetes*, *Hyphochytriomycetes* и *Chytridiomycetes*).

К отдельной бактерии можно применить понятие «особь» опять же только с оговорками. Родительское поколение исчезает здесь, не погибая, а превращаясь путем деления клеток надвое в дочернее. Среди грибов очень сходная картина наблюдается у дрожжей, особенно — у рода *Schizosacharomyces*.

В зависимости от стадии развития приспособления грибов к споруляции выступают в качестве органов **бесполого** размножения (в рамках полного цикла развития это побочные формы спороношения, или анаморфы, а образуемые ими зачатки часто — конидии; речь идет о «митоспорах», поскольку они образуются без смены ядерных фаз путем митотических делений; ср. с. 41 и 296 и далее) или же **полового** размножения с формированием основной формы спороношения, или телеофорфы, с «мейоспорами», подразумевающей слияние ядер и/или редукционное деление (мейоз). Изменчивость половых органов и спороношений чаще всего невелика. Они строго приурочены к определенной части жизненного цикла и вообще образуются только при наличии особых, часто высокоспецифичных условий окружающей среды. Противоположные ситуации (изменчивые половые и морфологически устойчивые бесполое спороношения или вегетативные талломы) также встречаются, однако, реже.

Так как способность к бесполому размножению (почкованию клеток и т. д.) у большинства грибов присутствует постоянно, на одном и том же талломе могут возникать различные его формы. Поэтому характеристики кого-либо «основного» типа образования конидий не годятся, например, для построения «естественной системы дейтеромицетов (*Fungi imperfecti*).» О том, родственны ли грибы друг другу и в какой мере, надежнее судить, сравнивая особенности их развития в целом, и обязательно, если только возможно, учитывая половые спороношения.

Особые органы вегетативного таллома

Апрессории (рис. 19) — это специализированные органы прикрепления типа присосок. Они формируются как короткие боковые выросты проростковых трубок или длинных гиф на кутикуле хозяина (в природе), а в лаборатории иногда также на стекле или других искусственных субстратах. Они механически удерживают гриб на поверхности растения, пока он прорывает его кутикулу и клеточную стенку, а также преодолевает осмотическое давление клеточного содержимого; они же препятствуют сдуванию гриба ветром и смыванию дождем.

Рис. 19. Аскомицет *Venturia inaequalis* (Dothideales). Заселение листа яблони. Аскоспора с проростковой гифой (1), из вздутого конца которой (апрессория) начинает развиваться субкутикулярная строма (вид сверху, $\times 600$; по Nusbaum, Keitt, 1938)

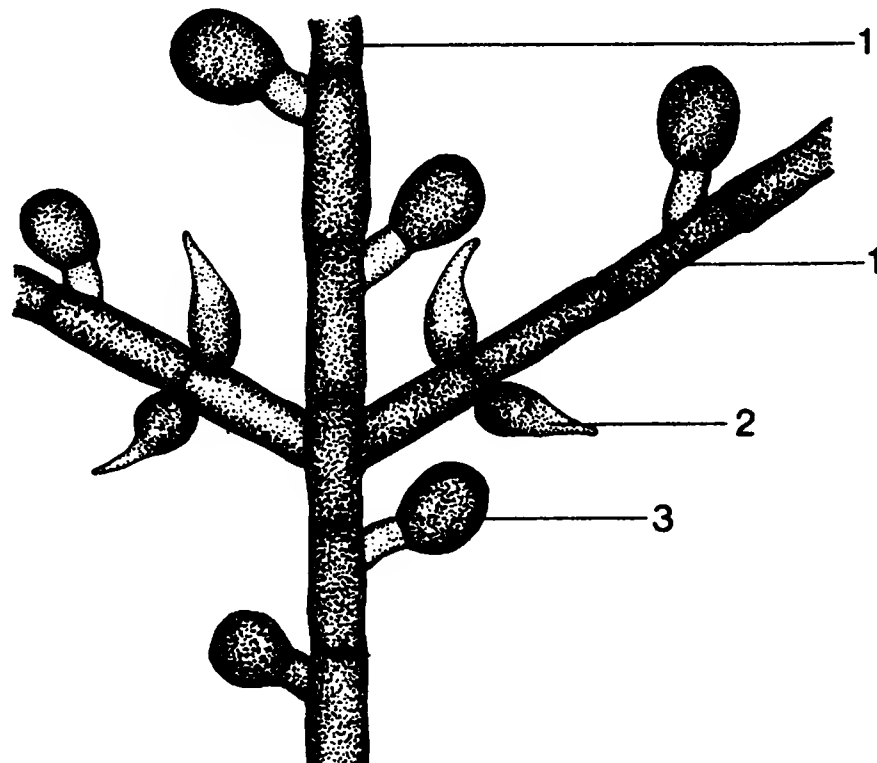
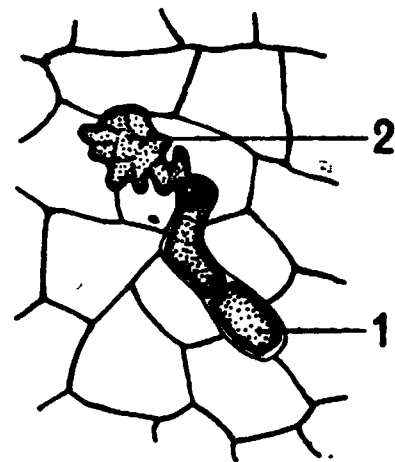


Рис. 20. Аскомицет *Meliola melanochaeta* (Meliolales). Гифы (1) на поверхности хозяина с одноклеточными (2) и двухклеточными (3) гифоподиями ($\times 500$)

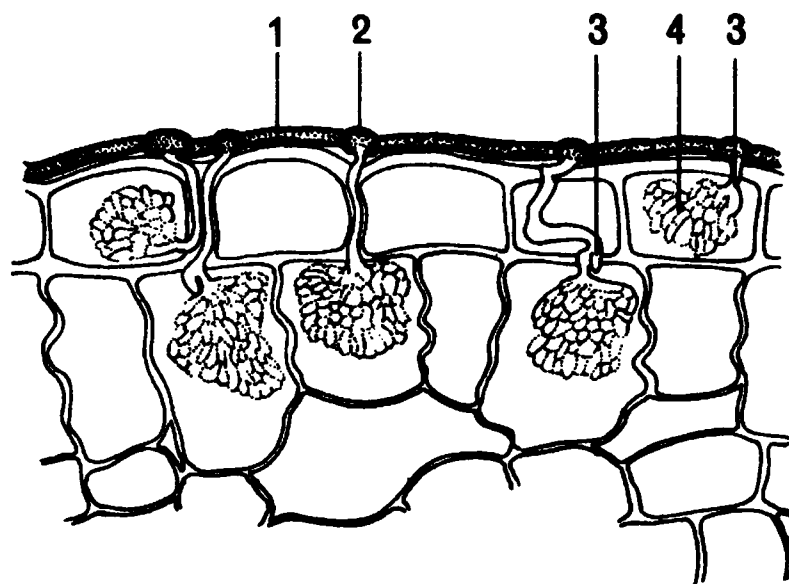


Рис. 21. Аскомицет *Xenostomella towarensis* (Dothideales): экстраматриальная гифа (1) с гифоподиями (2), инфекционными гифами (3) и гаусториями (4) в клетках хозяина (поперечный срез листа, $\times 220$; по Hansford)

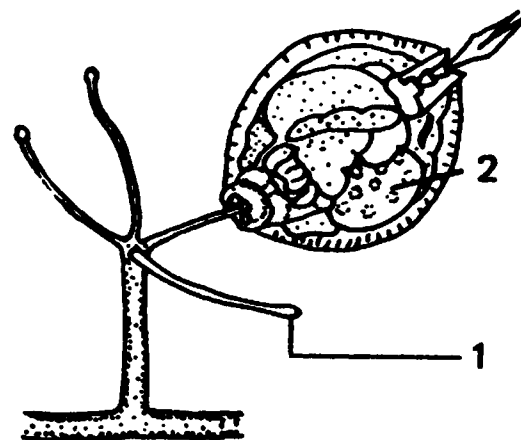


Рис. 22. Оомицет *Zoophagus tentaculum* (Peronosporales): 1 — ловчая гифа с клейким секретом, 2 — пойманная коловратка *Monostyla solidus* ($\times 500$, по Karling)

От апрессория (или гифоподия, рис. 20) или образующей его гифы отрастает инфекционная гифа (ср. рис. 21).

Гифоподии. Постоянные по форме, регулярно закладывающиеся апрессории называются гифоподиями (рис. 20 и 21).

Они встречаются в разных эволюционных линиях и благодаря своему характерному облику часто используются для различения семейств, родов или видов.

Ловчие гифы — это петли, образуемые особыми гифами некоторых грибов (*Zooraagales*, *Arthrobotrys* и некоторые другие *Fungi imperfecti* — так называемые хищные грибы), покрытые клейким выделением и мгновенно сокращающиеся в ответ на прикосновение. Жертвами этих почвенных грибов становятся преимущественно нематоды и простейшие. Их заселение осуществляют боковые гифы ловчих органов, внедряющиеся в тело добычи и распространяющиеся внутри него (рис. 22) (ср. *Zooraagales*, с. 208).

Другие органы прикрепления. Перфорирующие органы дерматофитов (рис. 23) в противоположность апрессориям и гифоподиям всегда многоклеточные; они выполняют сразу несколько функций: прикрепления к субстрату, внедрения в него (в кожу, волосы, ногти и т. д.) и поглощения питательных веществ. Некоторые паразиты растений используют сходные по строению органы (ср., кроме того, *Lagenidiales*, с. 179, *Laboulbeniales*, с. 214).

Инфекционные и перфорационные гифы. При внедрении в клетки эпидер-

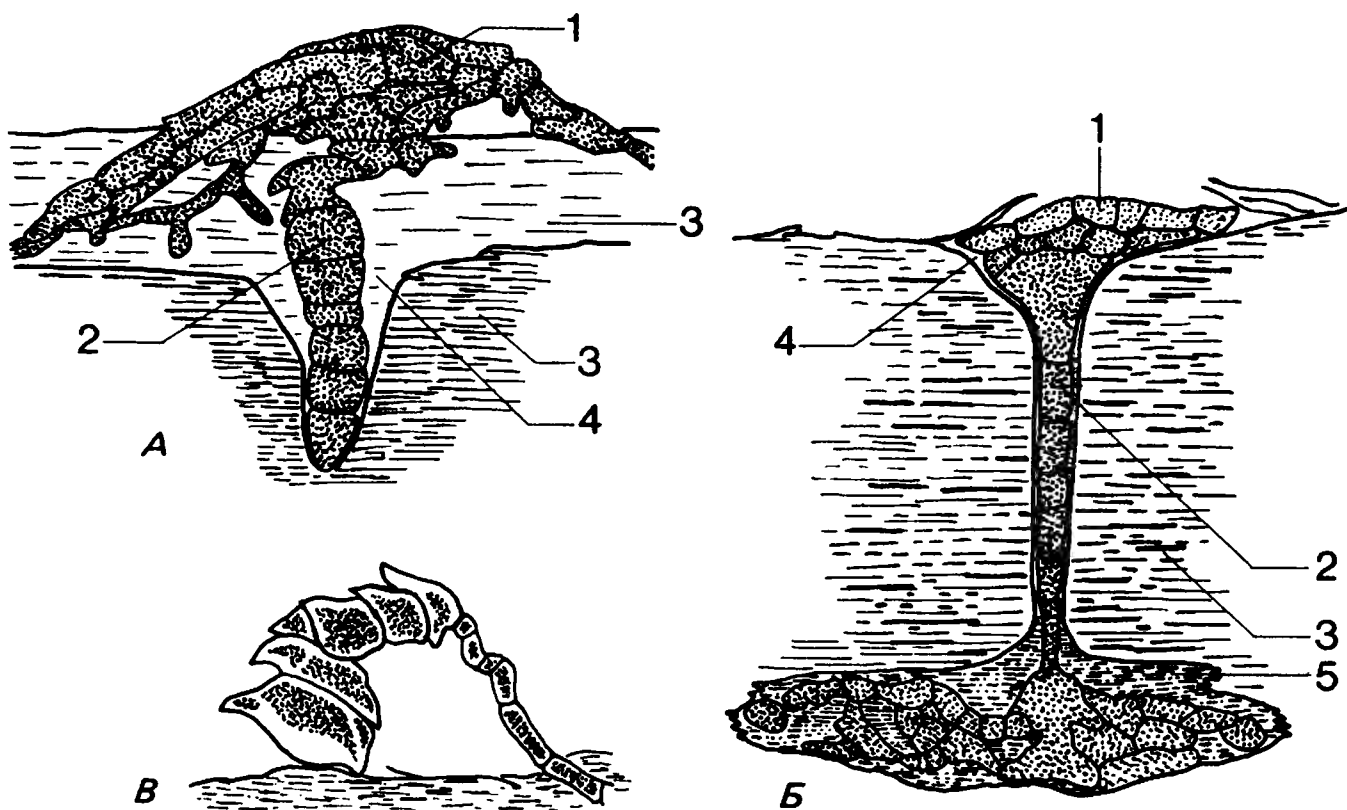
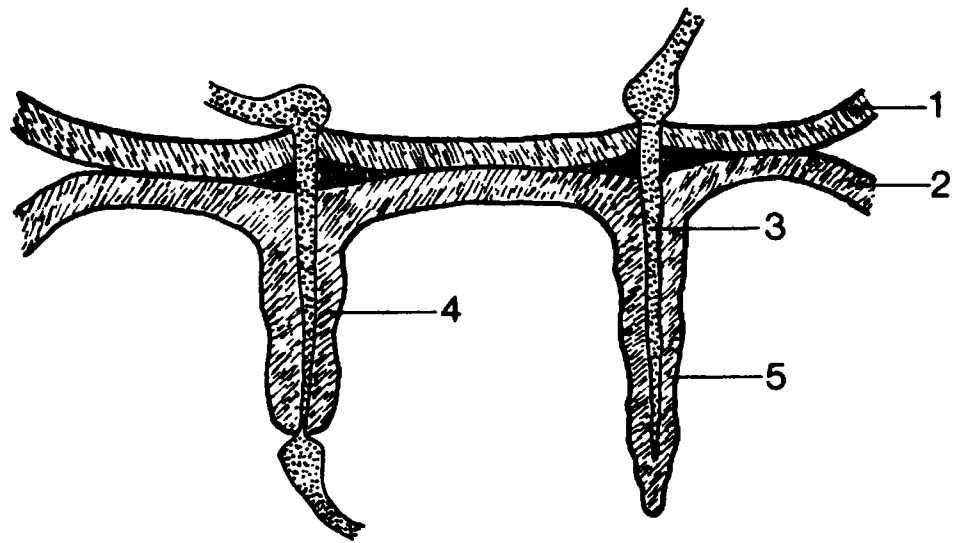


Рис. 23. Перфорационные органы дейтеромицета *Trichophyton mentagrophytes* (*Moniliales*); заражение волоса *in vitro*. *А.* Молодой орган прикрепляется к поверхности волоса как многоклеточный комплекс (1), от которого идет перфорационная гифа (2), прободающая корковый слой (3) волоса и «вытравливающая» в нем перфорационную воронку (4). *Б.* Заселение сердцевинного слоя (5) волоса (прочие обозначения см. *А*). *В.* Перфорационная гифа не смогла внедриться в волос ($\times 650$, по Mary P. English; *Sabouraudia* 2 [1963] 115—130)

Рис. 24. Лигнитубер при заражении пшеницы (*Triticum vulgare*) аскомицетом *Gaeumannomyces graminis* (Diaporthales): 1 — стенка ранее инфицированной грибом соседней клетки; 2 — стенка заражаемой клетки; 3 — перфорационная гифа гриба; 4 — лигнитубер, прободенный грибом; 5 — лигнитубер, не прободенный перфорационной гифой ($\times 3000$, по Fellows)



миса и прорастании через внутренние клеточные стенки хозяина паразитические грибы, как правило, образуют специфические, чаще всего очень тонкие, инфекционные и перфорационные гифы (рис. 21 и 24). Растения-хозяева реагируют на поражение грибом по-разному. Часто при внедрении перфорационной гифы в клетку на стенке последней возникают своеобразные утолщения — **лигнитуберы** (рис. 24). Они, хотя и требуют присутствия гриба, формируются самим хозяином. Тело гриба также, как правило, видоизменяется: перед внедрением в клетку его гифы образуют выпячивания или придатки типа апрессориев, в лигнитуберах сильно утончаются, а внутри инфицированной клетки ветвятся подобно гаусториям или сворачиваются в клубок.

Столоны. Запас питательных веществ из зачатка или первая же поглощенная из среды пища используется некоторыми грибами (прежде всего из порядка Mucorales, Zygomycetes) для формирования гиф, поднимающихся над субстратом и на определенном расстоянии вновь соприкасающихся с ним — так называемых **столонов**. На месте нового контакта с субстратом образуются корневидные ризоиды. У грибов из рода *Rhizopus* (семейство Mucoraceae) от мест отхождения в сторону субстрата ризоидов отрастают вверх несколько спорангиеносцев и новые столоны (рис. 25). Многие грибы заселяют субстрат именно таким образом: сперва отдельные гифы распространяются над поверхностью на значитель-

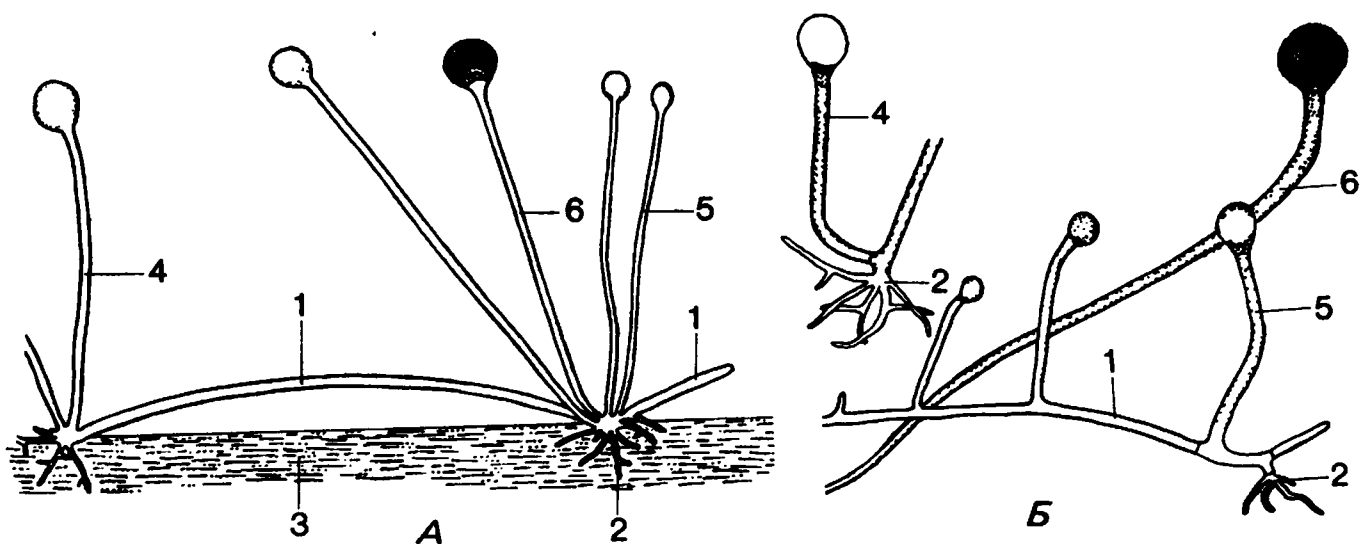


Рис. 25. Столоны и ризоиды у рода *Rhizopus*: А — *Rh. nigricans*; Б — *Rh. oryzae*: 1 — столоны; 2 — ризоиды; 3 — субстрат; 4 — спорангиеносцы; 5 — молодые спорангии; 6 — зрелые спорангии (примерно $\times 50$; по Zycha)

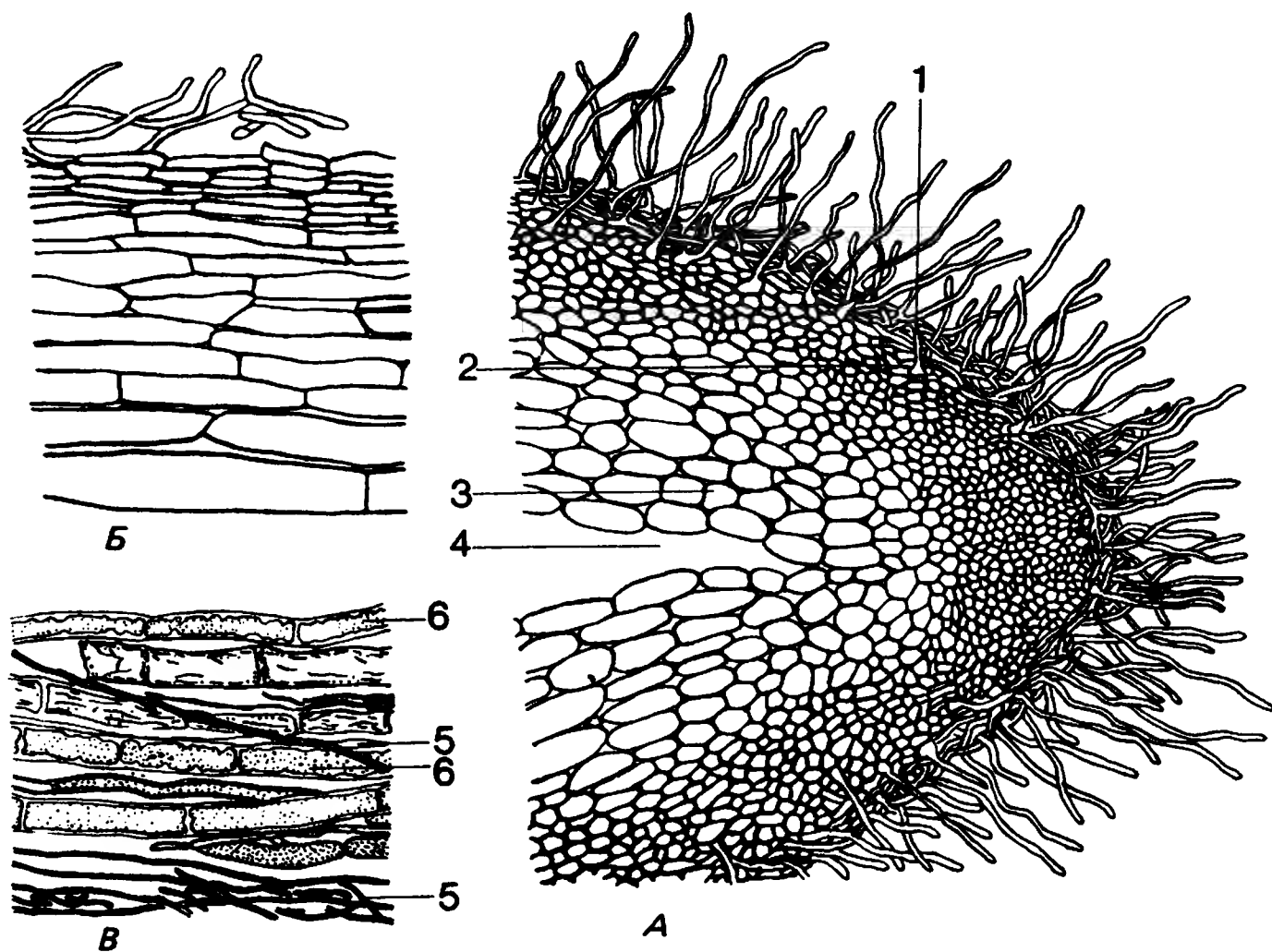


Рис. 26. Ризоморфы (мицелиальные тяжи). *А, Б.* Базидиомицет *Armillariella mellea* (Agaricales); продольный разрез: *А* — привершинная область; *Б* — половина тяжа на некотором расстоянии от его вершины. *В.* Базидиомицет *Serpula lacrymans* (Arhyllophorales): 1 — рыхлый студенистый коровый слой; 2 — твердая псевдопаренхима; 3 — рыхлая крупноклеточная псевдопаренхима; 4 — центральная полость; 5 — толстостенные волокнистые гифы; 6 — «сосудистые гифы» (*А, Б:* $\times 330$; *А:* по Brefeld, *Б:* по Townsend, *В* по Falck)

ные расстояния, а затем за счет их бокового ветвления развивается более плотный мицелий, интенсивнее поглощающий питательные вещества.

Синнеммы. Некоторые грибы растут не отдельными нитями, радиально распространяющимися от центра (зачатка), а их тонкими (по 2—5 гиф) или более толстыми (например, различимыми невооруженным глазом в воздушном мицелии) округлыми в сечении пучками, в которых они идут параллельно друг другу. Такие тяжи называются синнемами.

Ризоморфы — это пучки гиф значительного диаметра с более или менее выраженной внутренней дифференцировкой; их более прочные внешние слои клеток защищают внутренние гифы обычного строения, служащие для накопления и транспорта веществ (рис. 26). Ризоморфы некоторых разрушающих древесину базидиомицетов могут прорасти через необычные для грибов субстраты типа каменных стен, достигая в длину нескольких метров.

Гаустории — это внутриклеточные особым образом видоизмененные части талломов паразитических грибов, мицелий которых в значительной степени остается вне клеток хозяина (рис. 21). Гаустории поглощают вещества хозяина и направляют их в другие области грибного таллома, основная часть которого в случае эктопаразитов развивается на поверх-

ности хозяина и там спороносит. Эндопаразиты иногда питаются сходным образом, но обычно проникают глубже в ткани, развиваются преимущественно интраматрически и спорулируют часто только после завершения вегетационного периода или даже зимовки — на уже отмершем хозяине.

Органы репродуктивной фазы

Выживание и распространение грибов и грибоподобных протистов при остановке роста колонии или отмирании вегетативных частей таллома обеспечивают бесполое и половое спороношение.

Бесполое репродуктивные структуры (анаморфы)

Бесполоыми считаются репродуктивные структуры, формирующиеся без смены ядерных фаз за счет простого преобразования колонии или ее частей. Это, с одной стороны, хламидоспоры, склероции и сходные структуры **переживания**, а с другой — конидии и прочие образуемые бесполом путем споры, служащие для **распространения**, а также формирующие и несущие их органы (спорангии, фиалиды, конидиеносцы, плодовые тела и т. д.).

Хламидоспоры. Почти все авторы называют «хламидоспорами» толстостенные клетки или соответствующие им многоклеточные образования (мелкие комплексы клеток, функционирующие как одно целое, как, например, у *Eriosphaeria aggregata*, рис. 27), служащие для **перенесения неблагоприятных условий**. Они переживают отмирание и разложение вегетативного таллома и после достаточно длительного времени пассивно высвобождаются в среду — в противоположность «конидиям», которые вскоре после своего формирования отделяются от материнской гифы или несущего их органа и служат для **распространения**. Некоторые структуры грибов выполняют сразу обе функции, и даже морфологически хламидоспоры и конидии не всегда различимы. Для определения «хламидоспор» способ их возникновения не важен. Таллическими, или артрическими, образованиями считаются, например, кроме указанных на рис. 27, интеркалярные хламидоспоры некоторых видов *Fusarium* (Moniliales, Hypho-

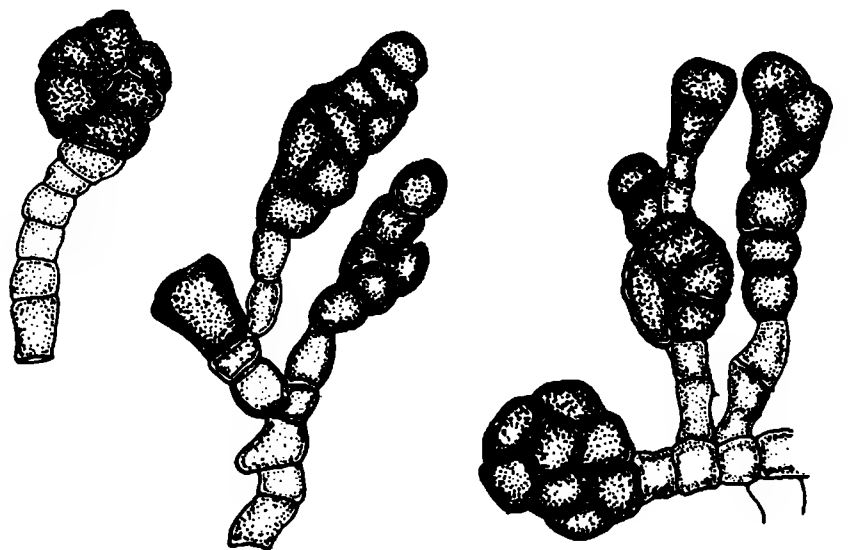


Рис. 27. Аскомицет *Eriosphaeria aggregata* (Sphaeriales): хламидоспоры неправильной формы ($\times 700$; по Müller, Munk)

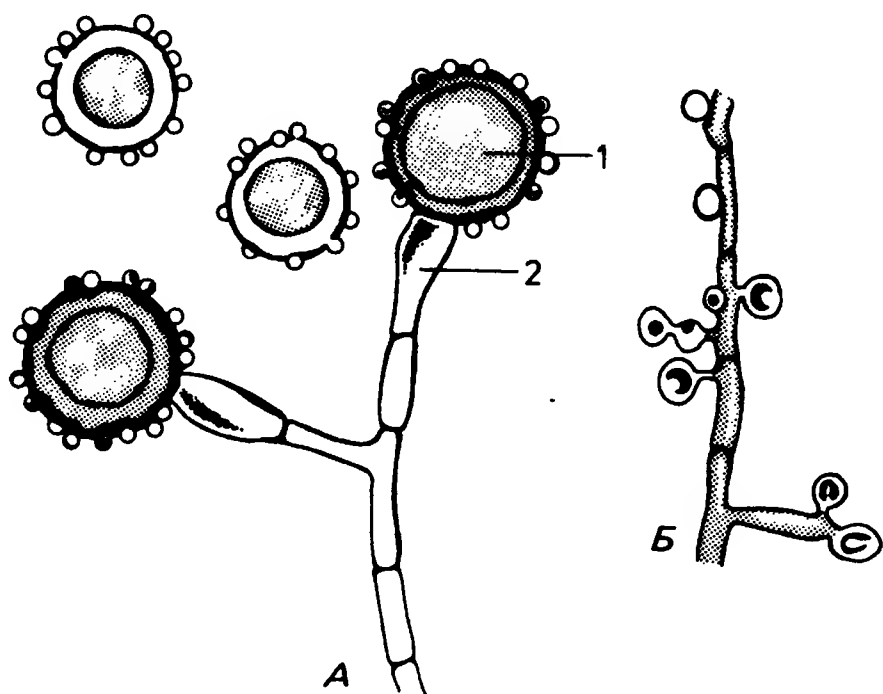


Рис. 28. Дейтеромицет *Histoplasma capsulatum* А — характерные хламидоспоры правильной формы (1), возникающие на прохламидоспорах (2); Б — микроконидии ($\times 800$, по Emmons et al., 1977)

mycetes, Fungi imperfecti; ср. рис. 183, с. 302). Бластически, т.е. путем почкования клеток, формируются хламидоспоры — и (микро-) конидии — у *Emmonsia capsulata* (Gymnoascaceae, Onygenales; анаморфа: *Histoplasma capsulatum*, рис. 28; ср. табл. 19, с. 148—151).

У зигомицетов встречаются также эндогенные хламидоспоры, развивающиеся внутри гиф и других органов (рис. 92; с. 197).

Если функция переживания неблагоприятных условий отсутствует, морфологически соответствующие хламидоспорам структуры называют **аллоцистами** (например, неспособные к прорастанию толстостенные клетки *Sepedonium chrysospermum* из Moniliales, Deuteromycetes, у которого прорастают только меньшие по размеру бесцветные конидии типа *Verticillium*) или **бромациями** (булавовидные одноклеточные образования некоторых амброзиевых грибов, служащие для питания насекомых, см. с. 127).

Геммы, гигантские клетки. В колониях некоторых зигомицетов ценоцитные гифы вблизи поверхности субстрата отделяют от себя клетки разной величины с неутолщенными или слабо утолщенными стенками. В зависимости от облика, размера и расположения их называют геммами или

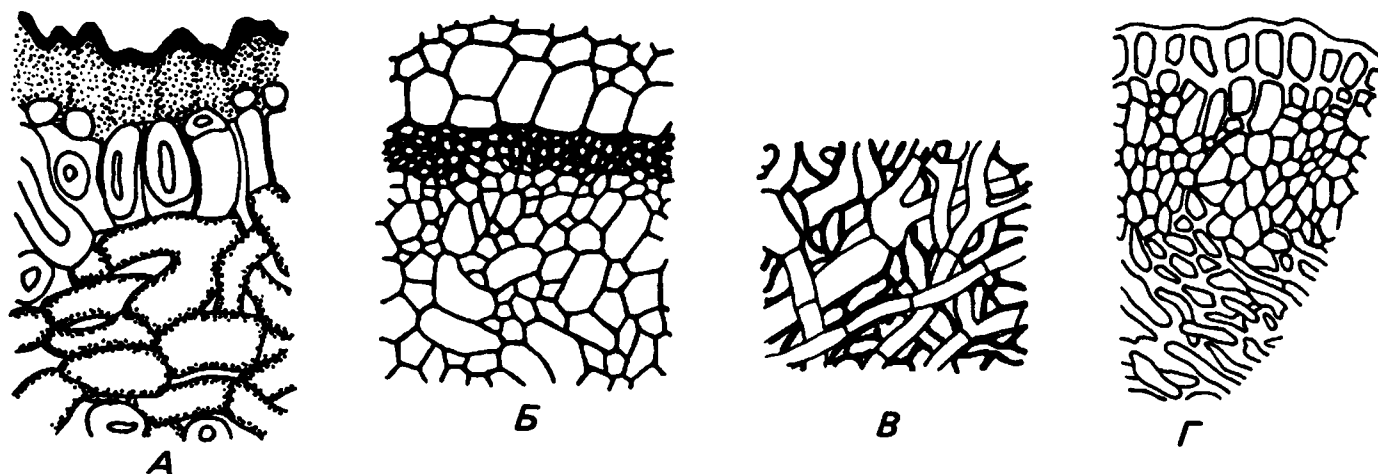
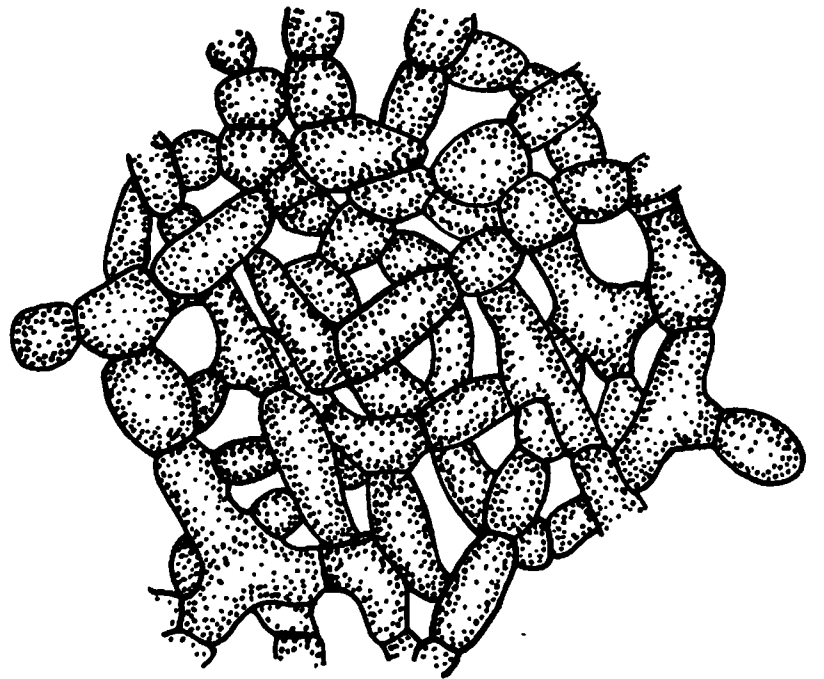


Рис. 29. Склеротии: А — базидиомицет *Typhula intermedia* (Aphyllorphorales); Б — базидиомицет *Coprinus stercorarius* (Agaricales); В — *Typhula gyrans*; Г — дейтеромицет *Botrytis cinerea* (Moniliales; половая стадия: аскомицет *Sclerotinia* из Leotiales) (А, Б, Г: радиальные срезы коровой зоны, $\times 260$; В: вид сверху $\times 170$; А: по Butler, Б: по Brefeld, В: по Townsend, Willetts)

Рис. 30. Базидиомицет *Pellicularia filamentosa* (*Aphyllorphorales*; несовершенная форма: *Rhizoctonia solani*). Срез бульбиллы; каждая клетка — покаяющаяся ($\times 600$; по Barnett)



гигантскими клетками (Benny, Benjamin, 1975). «Почкующиеся геммы» — это обычные почкующиеся клетки (дрожжевидные клетки, круглые дрожжи, ср. с. 37).

Склероции, бульбиллы. Склероции — это многоклеточные покаяющиеся органы грибов. В них можно различить внешнюю часто темноокрашенную оболочку, чаще всего из нескольких слоев клеток с толстыми стенками, и внутреннюю часть из гиалиновых тонкостенных клеток, служащих для транспорта питательных веществ (рис. 29). У бульбилл такая дифференцировка отсутствует (рис. 30).

Склероции или бульбиллы образуют не все грибы. Такие структуры, как и хламидоспоры, могут служить не только для переживания, но и для распространения, например, за счет переноса с пылью или прикрепления к животным. В условиях, благоприятных для прорастания, иногда происходит не только развитие вегетативных гиф, но и образование на поверхности конидий, т. е. весь склероций превращается в спородохий или ацервул (табл. 5), становясь стромой бесполого спороношения. Правда, большинство твердых (строматических, часто темноокрашенных за счет меланина) образований аскомицетов — не склероции, которые, согласно определению, «стерильны» (не образуют конидий), а плодовые тела половой фазы с замедленным развитием (см. рис. 118, с. 230).

Строма — это склероциальная часть репродуктивной структуры как при бесполой, так и при половой споруляции. Этим термином, как правило, обозначают более или менее компактное образование, в которое погружены несколько плодовых тел или других несущих споры структур.

Конидиомы (плодовые тела, ложа или подставки бесполой фазы, ср. табл. 5). Большинство аскомицетов, некоторые базидиомицеты и часть производных от двух этих классов дейтеромицетов образуют бесполое спороношение внутри плодовых тел (пикнид), на особых «ложках» (спородохиях, ацервулах) или подставках (коремиях, т. е. «синнемах с конидиями»). Морфология конидиом важна для систематического подразделения несовершенных грибов (ср. с. 299 и далее).

Спорангии и спорангиоспоры. «Спорангий» — это общее обозначение

Таблица 5. Конидиомы

Название	Вид образуемых зачатков, другие особенности	Примеры (рисунки)	Место возникновения зачатков
Плодовые тела			
Пикнида	Конидии (пикноспоры)	187, Б	Внутри
Спермогоний	Мужские клетки для копуляции (спермации)	175, З	Обычно внутри
Плодущие слои			
Спородохий	Конидии, обычно на конидиеносцах (у сапробионтов)	—	Снаружи
Ацервул (ложе)	Как спородохий, но погружен в субстрат; развивается у паразитов	186	Снаружи
Пионнота	Конидии в обширном слизистом палисадном слое	183, А	На поверхности
Плодущие группы			
Коремий	Конидии на собранных в пучок несущих гифах	41	На поверхности

специализированной спорообразующей клетки (табл. 6). Если перед дифференцировкой в ней спор происходят только митотические деления ядер, говорят о митоспорангиях с митоспорами, о бесполох, или анаморфных, органах (зооспорангиях, апланоспорангиях и т. д.). Некоторые спорангии характеризуются особыми приспособлениями для вскрывания («оперкулятные» таксоны, ср. с. 224), характером прорастания (например, созревaniem спор только после их выхода из спорангия, как на рис. 83, О, с. 183) или другими важными таксономически признаками. Под спорангиоспорами понимают наряду с лишенными оболочки жгутиковыми или амебоидными клетками также неподвижные структуры, часто с темными и/или скульптированными клеточными стенками. Весьма четко проявляется онтогенетическое значение спорангия в цикле развития простых голокарпных организмов (переживающих неблагоприятные условия только в виде репродуктивных структур; ср. табл. 23, с. 184). Практически все поглощенные питательные вещества идут у них на его формирование и с незначительными потерями передаются спорам.

Многообразны и нередко характерны для определенных таксономических групп форма и размер спорангиев, их приспособления к вскрыванию и высвобождению спор, структура и состав клеточной стенки, условия образования, время появления в цикле развития, а также строение, функция, число, расположение и характер прорастания их спор.

Спорангии, в которых образуются определенные половые клетки (гаметы), называются гаметангиями. Гаметы могут быть недифференцированными (изогаметы), различными функционально (анизогаметы) или, кроме того, и морфологически (гетерогаметы); «функция» означает здесь мужское (отдача ядра) или женское (принятие ядра) поведение клетки.

Таблица 6. Типы спорангиев (выборочно; подробнее в местах, указанных в последнем столбце)

Название	Название образуемых зачатков	Фаза развития	Функция	Распространение	Примеры:
Зооспорангий	Зооспоры (подвижные споры со жгутиками, бродяжки)	Бесполоя	Распространение в гаплофазе	Гифохитриомикеты	Рис. 82
			Распространение в диплофазе	Хитридиомикеты	Рис. 83—88
		Бесполоя		Оомицеты	Рис. 76, А—Ж
				Некоторые Blastocladiiales (хитридиомикеты)	Рис. 77, А, 86, И, К
(Аплан-) спорангий	(Аплано-, или спорангио-) споры		Распространение в гаплофазе	Зигомицеты	Рис. 31
			Распространение в диплофазе	Оомицеты	Рис. 77, К, 78, В
Гаметангий	Планогаметы (активно движущиеся половые клетки)	Половая реакция	Половая копуляция	Гифохитриомикеты	Рис. 82
	Апланогаметы (неподвижные половые клетки) (Изо-, анизо- или гетерогаметы)			Хитридиомикеты	Рис. 83
	(Сливаются не зачатки, а целые гаметангии)		Половая копуляция (гаметангиогамия)	Зигомицеты	Рис. 90 и 94
Антеридий	(Сходно с предыдущим случаем, боковые ветви мицелия также могут копулировать)		Половая копуляция, мужской орган	Эндомицеты	Рис. 99 и 101
				Оомицеты	Рис. 78, В, 76, М, Н
				Аскомицеты	Табл. 27

Продолжение таблицы 6

Название	Название образуемых зачатков	Фаза развития	Функция	Распространение	Примеры:
Оогоний	Женские гаметы, фиксированные на месте (оосферы = яйцеклетки)	Половая реакция	Половая копуляция, оплодотворение гаметами	Monoblepharidales (хитридиомицеты)	Рис. 87
			Оплодотворение антеридием (его ветвями)	Оомицеты	Рис. 76, A — M
Аскогон	(Гаметангиогамия)	Половая	Половая копуляция, женский орган	Аскомицеты	Табл. 26
Спорангий (спорокарп, сорус и т. д.)	Споры		Редукционное деление, распространение	Миксомицеты	Рис. 70 и 71
Сумка	Аскоспоры		Кариогамия, редукционное деление, распространение	Аскомицеты	с. 222 и далее
Базидия	Базидиоспоры			Базидиомицеты	с. 274 и далее

Терминология соответствующих половых процессов и гаметангиев схожая: изо- и гетерогамия, гаметангиогамия (если свободных гамет не образуется и сливаются сами «спорангии»), анизогаметангии и т. д.

Подробно исследованное развитие спорангия вида *Gilbertella persicaria* (Mucorales, Zygomycetes; рис. 31) можно рассмотреть как пример соответствующих процессов даже у неродственных ему организмов. Правда, в некоторых зооспорангиях разделение плазмы начинается с появления микротрубочек, отходящих от полярного тельца веретена (ПТВ) и определяющих расположение и развитие (у *Gilbertella* — первые проявления дифференцировки) мембран ЭР и «исходных капелек». Как третья возможность у некоторых грибов разделение плазмы идет без участия микротрубочек за счет локальных впячиваний клеточной мембраны, которая образует сплошную систему пузырьков, сходную с поздними стадиями развития на рис. 31 (ср. развитие сумки у Endomycetes, рис. 48, с. 75, и As-

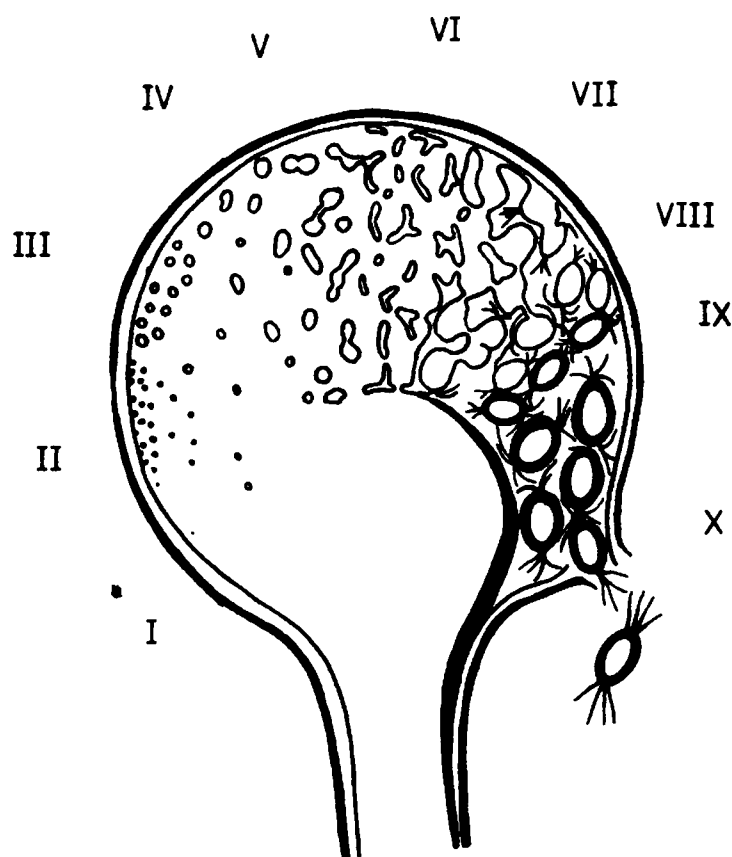


Рис. 31. Процессы дифференцировки в спорангии *Gilbertella persicaria* (схематизировано). Изображены только элементарные мембраны и клеточные стенки, другие органеллы для наглядности опущены. Все части спорангия всегда находятся примерно в одной и той же фазе дифференцировки (I—X), однако здесь все фазы изображены происходящими в одной головке одновременно. В содержащей ядра периферической цитоплазме будущего спорангия возникают окруженные мембраной «исходные капельки» (I—II). Соседние капельки сливаются между собой (III—IV) с образованием более крупных «капель расщепления» (V). Внутренняя сторона одевающей их мембраны выглядит гранулированной. Капли расщепления объединяются в лабиринтоподобный «аппарат расщепления» (VI—VII), чем процесс фрагментации цитоплазмы завершается. Каждый из ее «островков», окруженных аппаратом расщепления, содержит одно ядро и соответствует будущей спорангиоспоре. Гранулированной (ср. V) теперь оказывается наружная сторона споровой мембраны. Во время созревания (VIII—X) каждая спора формирует клеточную стенку и нитевидные придатки (по Bracker C. E., *Mycologia* 60 [1968] 1016—1067)

comycetes, рис. 114, с. 226). Хотя фрагментация плазмы в клетке спорангия идет у разных грибов с помощью сходных структур (ЭР, синтезирующие клеточную стенку пузырьки, предварительный синтез мембран), первичные события, по-видимому, не всегда одинаковы (появление сначала ПТВ-микротрубочек, образование пузырьков ЭР или инвагинация плазмалеммы). Физиологические детали инициации и регуляции дифференцировки спорангия еще ждут своего исследования. Пока, например, неясно, почему ядра всех спор окружаются, как правило, одинаковым количеством цитоплазмы.

У высших грибов (*Fungi*, за исключением *Zygomycetes*) формируются только мейоспорангии (сумки или базидии, см. табл. 6, внизу); митоспорангии известны у них лишь как немногие, нечетко изученные исключения (например, у *Spermophthora*, *Endomycetes*, с. 211).

Зооспоры, всегда голые и одноклеточные, но содержащие все основные клеточные органеллы (ср. табл. 3, с. 031), мы проиллюстрируем здесь двумя примерами (рис. 32 и 33), демонстрирующими их сходство и разли-

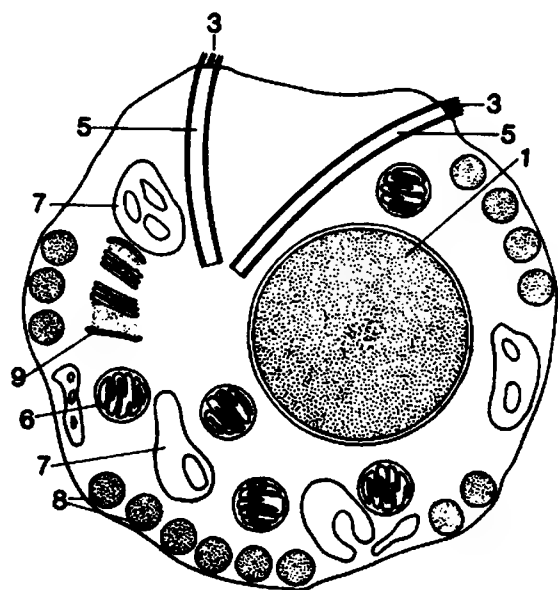


Рис. 32. Схематический продольный срез зооспоры *Sorosphaera veronicae* (Plasmodiophorales): 1 — клеточное ядро; 3 — жгутик; 5 — кинетосома (блефаропласт, базальное тельце); 6 — митохондрия; 7 — различные пузырьки; 8 — мембранные пузырьки; 9 — диктиосома (цифры соответствуют приведенным на рис. 33) (примерно $\times 6000$; по Talley et al., Mycologia 70 [1978] 1241—1247)

чия у двух неродственных друг другу видов. Ядерный колпачок встречается только в зооспорах, однако не во всех. Если они содержат intactные рибосомы, можно сделать вывод об их активной подвижности (ср. рис. 88, с. 190).

Апланоспоры некоторых Saprolegniales (Oomycetes) — это окруженные клеточной стенкой цисты, возникшие путем подавления предшествующей подвижной фазы. Споры Zygomycetes, наоборот, «первично неподвижны» (за исключением амeboидных спор некоторых Amoebidiales (Trichomycetes, Zygomycota).

Некоторые Peronosporales (высшие Oomycetes) образуют спорангии, которые, подобно конидиям высших грибов, распространяются ветром до прорастания. В таких случаях, как и при многих конидиальных спороношениях, у несущих спорангии гиф также специфический, часто причудливый облик (ср. рис. 79, 80, с. 175, 179).

В ходе филогенеза некоторые спорангии и другие репродуктивные органы претерпели столь сильные функциональные и морфологические изменения, что установить их гомологии и сделать вывод об «исходных формах» нелегко (ср. Oomycetes, с. 191 и далее, Zygomycetes, с. 170 и далее).

Не относят к спорангиям фиалиды (рис. 34, 35 и 45), аннелиды (рис. 35,

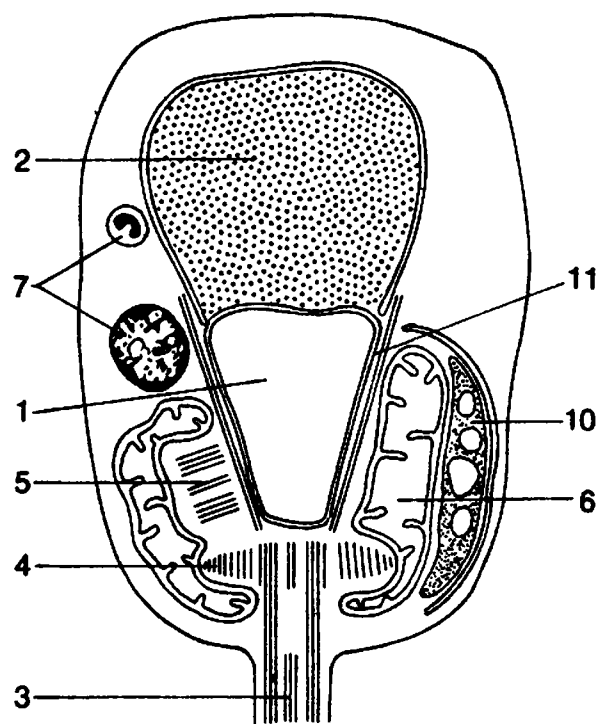


Рис. 33. Схематический продольный срез зооспоры хитридиомикета *Blastocladiella emersonii* (Blastocladiiales): 2 — ядерный колпачок; 4 — ризопласт (корешок); 6 — единственная митохондрия с центральным отверстием; 10 — комплексный орган (комплекс бокового тельца); 11 — цитоплазматические микротрубочки (прочие цифры соответствуют приведенным на рис. 32) (примерно $\times 3500$; по Lange, Olson)

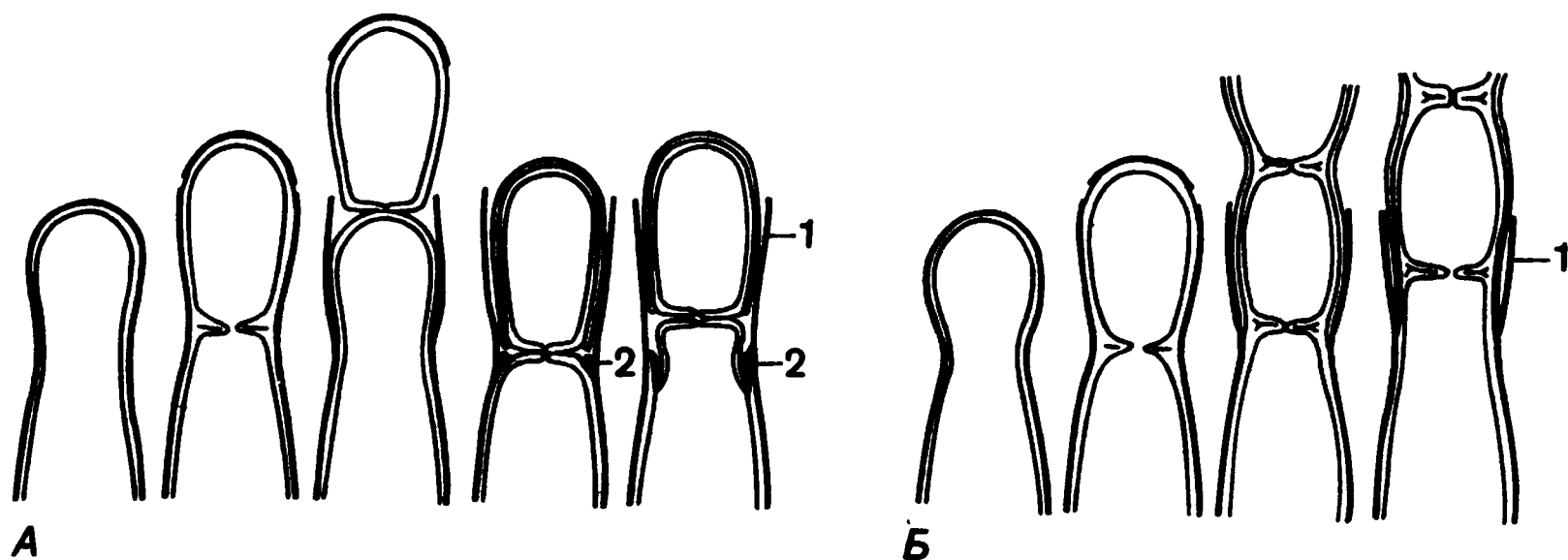


Рис. 34. Схема возникновения фиалоконидий. Первая конидия образуется при участии обоих слоев стенки (голобластически); базальные остатки наружной стенки часто образуют «бокальчик», или воротничок (1). Следующие, энтеробластические, фиалоконидии тоже иногда оставляют после себя следы своих наружных стенок (2). *А.* Конидии легко отделяются друг от друга; у *Phialophora* они собираются в слизистые капельки возле устья фиалид. *Б.* Конидии остаются (из-за особенностей септ) связанными в цепочки (по Cole, Samson, 1979)

Б.), другие материнские клетки конидий, даже если дочерние клетки закладываются «внутри них» (ср. рис. 40, *Б*), а также почкующиеся материнские клетки (ср. рис. 10, с. 35; рис. 101, с. 210; рис. 188, с. 306).

Конидии и конидиеносцы. *Конидии* — это органы распространения, характерные для высших грибов. Всегда окруженные клеточной стенкой, они могут быть одно- или многоклеточными, просто или сложно устроенными, бесцветными, темными или иначе окрашенными; возникают они чаще всего на гифообразных конидиеносцах, находящихся иногда внутри или на поверхности сложных репродуктивных органов (см. Coelomycetes, с. 303 и далее). Конидиальные грибы — это либо анаморфы (стадии дополнительного спороношения) Ascomycota или Basidiomycota, либо таксоны, у которых вообще неизвестно полового спороношения (Fungi imperfecti). Анаморфы высших грибов и Fungi imperfecti классифицируют по бесполом признакам в рамках системы (см. с. 299 и сл), считающейся «искусственной», так как главный таксономический критерий грибов — половое спороношение — в ней не учитывается. Некоторые грибные структуры, возникающие по типу конидий, не служат для распространения; речь идет о покоящихся хламидоспорах (см. с. 55), почкующихся клетках (см. с. 33 и далее), способных расселяться только

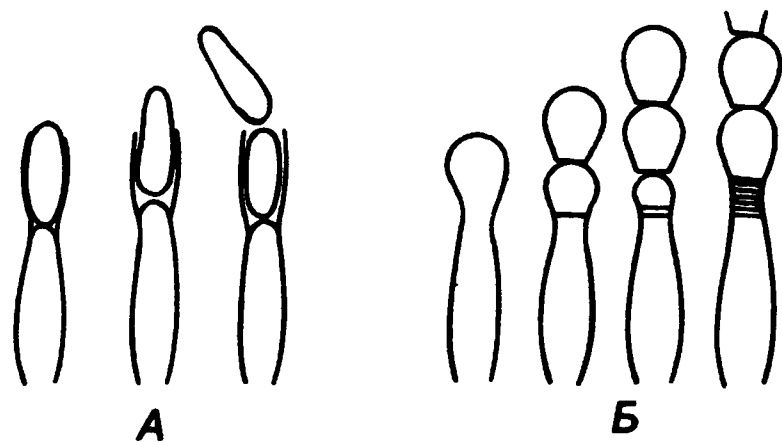


Рис. 35. Сравнение фиалиды (*А*) и антелиды (*Б*); схематично (по Cole, Samson)

в определенных условиях (например, после высыхания), и спермациях, несущих мужские ядра, но не прорастающих в новые талломы. Несмотря на их морфологическое сходство с конидиями, путаницы здесь следует избегать.

Конидиеносцы подводят питательные вещества из субстратных гиф в развивающиеся конидии и обеспечивают их высвобождение и рассеивание. Как и сами конидии, они различаются целым рядом признаков.

Образование конидий, представление о котором должно способствовать пониманию и других морфогенетических процессов у грибов и сходных организмов, идет двумя основными путями (ср. табл. 7):

1. **Таллические, или артрические, конидии** (таллоконидии, артроконидии, ранее назывались также таллоспорами, оидиями, а у дерматофитов алевриоспорами) формируются путем последовательного септирования и расчленения уже существующих гиф. Растущая гифа организована «полярно»; на конце ее находится группа секреторных пузырьков (ср. рис. 4).

2. **Бластические конидии** (бластоконидии) отпочковываются от материнской клетки, стенка которой разрастается во все стороны неполярно; пузырьки и иногда ломасомы распределены в ней также более или менее равномерно.

По происхождению клеточной стенки можно различить две их категории.

1. **Голотип**. Клеточная стенка, например, двуслойная, без изменений распространяется от конидиеносца или материнской клетки на конидию; образуются голоталлические (голоарттрические) и голобластические конидии (ср. рис. 10, с. 35 и рис. 188, А, с. 306).

2. **Энтеротип**. Только внутренний слой стенки распространяется на конидию. При энтероталлическом развитии фертильные конидиальные клетки разделены дегенерирующими промежуточными. Часто энтеробластическое образование конидий обеспечивается фиалидами (детали происхождения клеточной стенки см. рис. 34); первая конидия цепочки, по крайней мере сначала, одетая интактной клеточной стенкой: в противоположность следующим конидиям она голобластическая. С фиалидами сходны аннелиды, однако у последних шейка материнской клетки окружается откладывающимися в акропетальной последовательности кольцевидными «бокальчиками» (рис. 35).

Для классификации конидий используются также следующие признаки.

— Их расположение (табл. 7): поодиночке или цепочками, в одном месте (локусе) материнской клетки или же в нескольких ее местах (мультилокулярно) с одновременной (рис. 45, Д, с. 68) или поочередной закладкой (рис. 43, А, с. 69).

— Рост конидиеносца: детерминированный (останавливается с началом образования конидий), пролиферирующий (продолжается все время; см., например, рис. 43, Б—З и 44, Г) или ретрогрессивный (укорачивание во время конидиогенеза, ср. рис. 36).

Таблица 7. Типы развития конидий

Типизация по поведению клеточной стенки	Расположение на материнской клетке	Основные типы (с примерами)	
		Таллоконидии	Бластоконидии
Голо-тип	Одиночно (один ло- кус — одна конидия)	<i>Microsporum</i> (рис. 38)	<i>Rhombostilbella</i> (рис. 41), <i>Helminthosporium</i> (рис. 44)
	В цепочках	<i>Geotrichum</i> (рис. 39), <i>Scytalidium</i> (рис. 40, А), <i>Bahusakala</i> (рис. 40, Б)	<i>Cladosporium</i> (рис. 42, Б), <i>Septonema</i> (рис. 42, А), <i>Basipetospora</i> (рис. 36)
	Ботриозно (в виде виноградной грозди, несколько локусов)		<i>Costantinella</i> (рис. 43, А), <i>Curvularia</i> (рис. 43, Б), <i>Gonatobotryum</i> (рис. 42, В), <i>Verticillium</i> (рис. 45, А, Б)
Энтеро-тип	Одиночно		<i>Phialophora</i> (рис. 34, А, 35, А)
	В цепочках	<i>Amblyosporium</i>	<i>Aspergillus</i> (рис. 181), <i>Penicillium</i> (рис. 180)
	Ботриозно		<i>Catenularia</i> (рис. 45, Г), <i>Codinaea</i> (рис. 45, Д)

Таллоконидии. У *Microsporum canis* (рис. 38), как и у прочих дерматофитов, конидии отделяются рексолитически; между ними различимы под

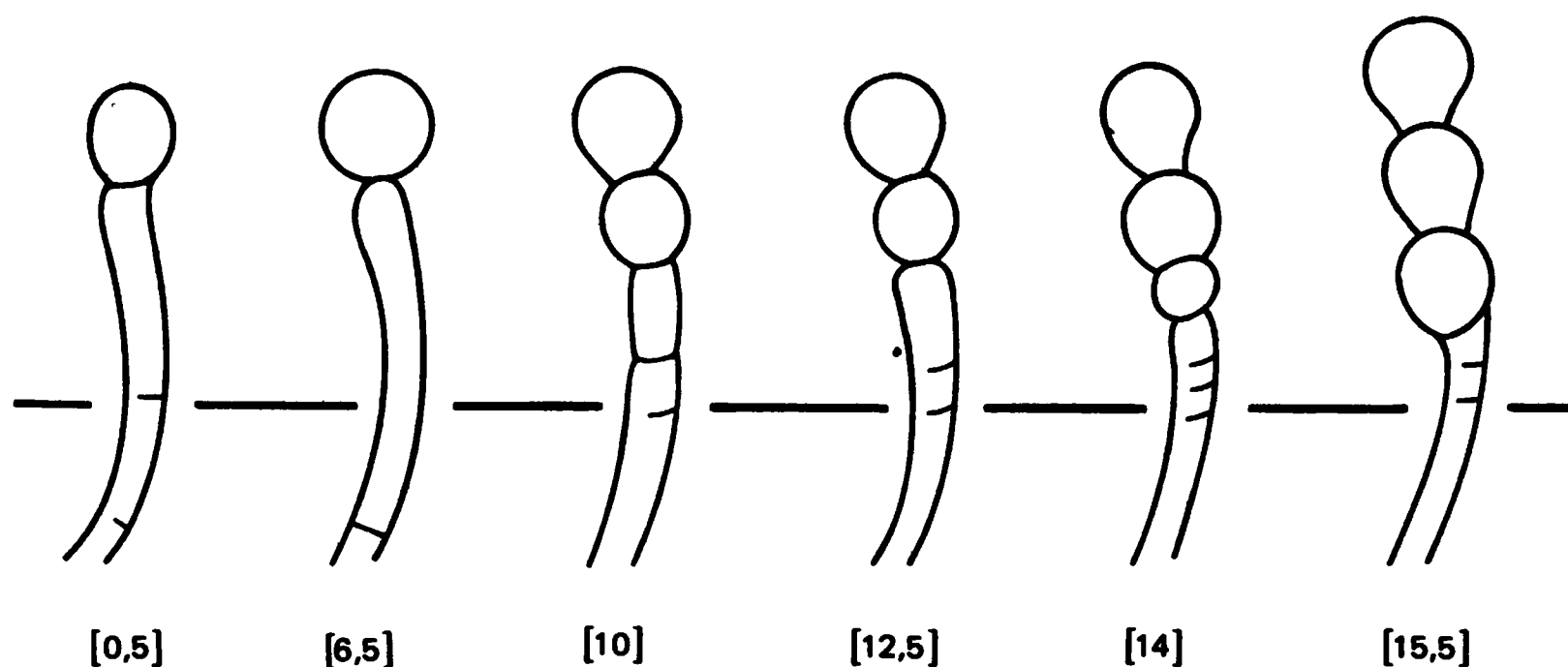


Рис. 36. *Monascus purpureus*; возникновение бластоконидий при укорачивании конидиеносца («ретрогрессивно»); числа — время в часах с начала замедленной съемки (по Cole, Samson, 1979)

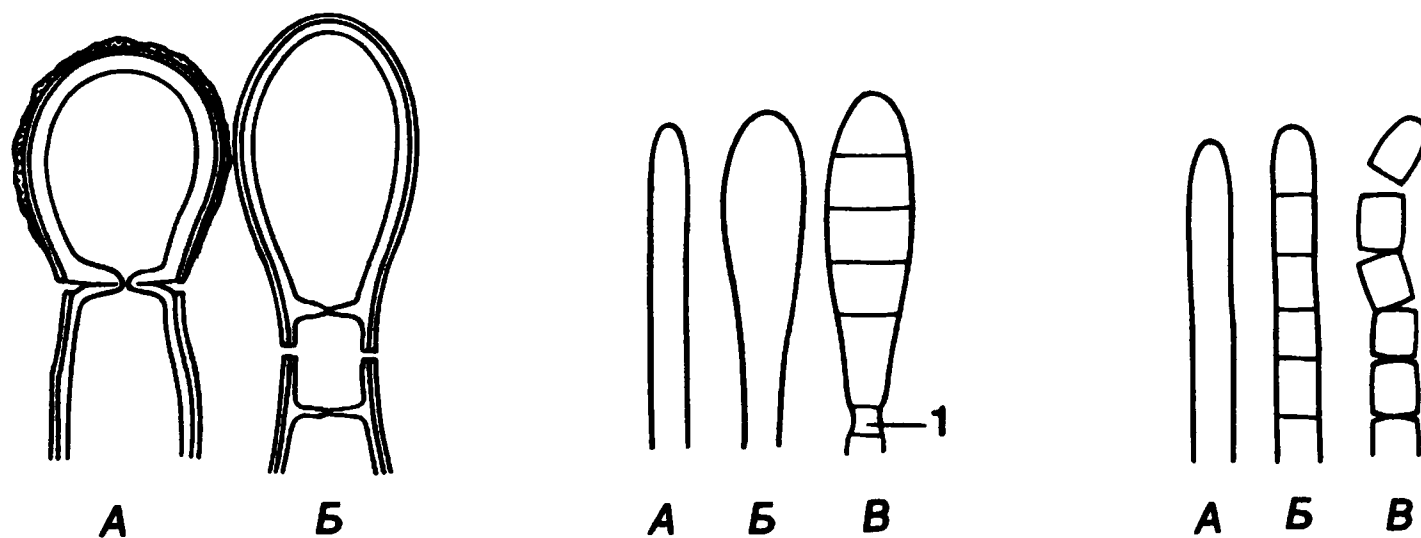


Рис. 37. Разделение клеток: *А* — схизолитически (путем расщепления септы); *Б* — рексолитически (путем разрыва или частичного разрушения стенок стерильных промежуточных клеток) (по Cole, Samson)

Рис. 38. *Microsporium canis*; схема голоталлического образования конидий. *А*. Конец несущей гифы (например, бокового ответвления конидиеносца). *Б*. Вздутие. *В*. Септирование конидии и образование базальной цилиндрической промежуточной клетки (1), которая позже рексолитически (ср. рис. 37) высвобождает конидию (по Cole, Samson)

Рис. 39. *Geotrichum candidum*; расчленение субстратной гифы на таллоконидии; *А* — *В* — стадии процесса (схематизировано)

микроскопом остатки нефертильной промежуточной клетки (ср. рис. 184 и 185, с. 306 и далее). Конидии, формирующиеся на субстратных гифах, после высвобождения часто округляются, например, у *Geotrichum candidum* (рис. 39; ср. фиалоконидии-бластоконидии *Thielaviopsis paradoxa*, рис. 45, *В*). Уклоняющиеся формы таллоконидий (рис. 40) известны также у *Scytalidium lignicola* (сочетание с хламидоспорами), у *Bahusakala* (сохраняется стенка гифы) и у *Amblyosporium spongiosum* (энтероталлическое развитие, распознаваемое по чередующемуся расположению конидий и промежуточных клеток).

Бластоконидии. Путем почкования могут возникать простые (рис. 36), причудливые (рис. 41), септированные (рис. 42, *А*) или темноокрашенные (рис. 42, *Б*) их формы. Иногда питательные вещества, как у хламидоспор *Candida albicans*, также образуемых путем почкования, предварительно запасаются в прохламидоспорах (ср. рис. 11, с. 36).

Бластоконидии, формирующиеся мультилокулярно, иногда называют симподуло-, или ботриоконидиями (см. рис. 42, *В* и 43), а конидиальные формы с хорошо заметными кольцевыми рубцами в месте прикрепления на них самих и на конидиеносце — пороконоидиями (рис. 44). Наиболее распространены и встречаются почти во всех группах высших грибов фиалоконидии (рис. 45) и аннелоконидии (рис. 35, *Б*; ср. рис. 178, *А*, с. 298), демонстрирующие широкий спектр форм и функций. Морфологически идентичны им бывают спермации (ср. рис. 104, *А*, *И*, 4 на с. 215 и с. 217 «Дейтерогамия»).

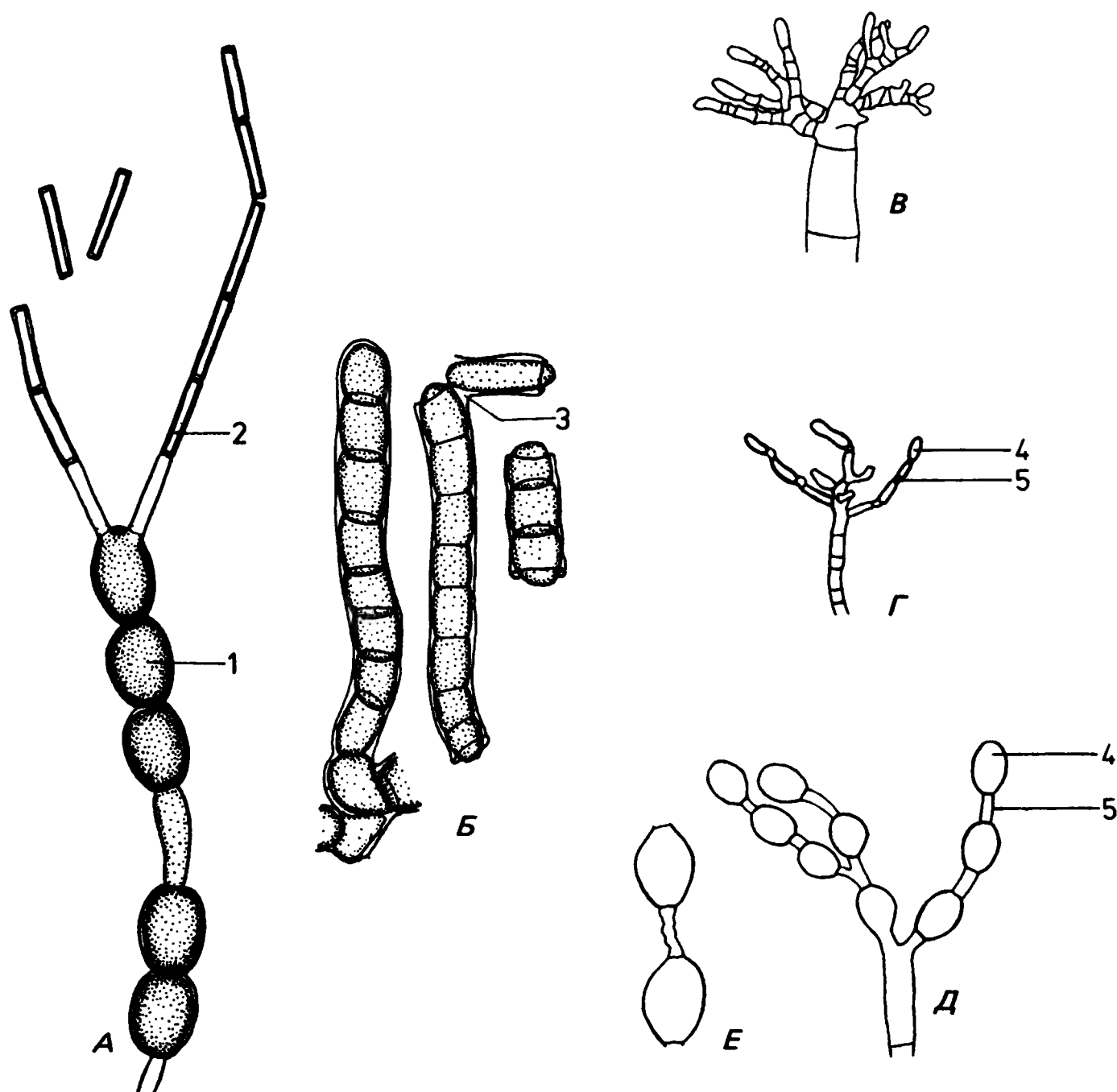


Рис. 40. Таллоконидии. *A. Scytalidium lignicola*: хламидоспоры (1) и таллоконидии (2). *Б.* Анаморфа *Bahusakla gruba Aulographina pinorum* (паразит хвои *Pinus maritima*) с эндогенными таллоконидиями, окруженными остатками стенки материнской гифы (3). *В—Е.* *Amblyosporium spongiosum*. *В.* Ветвление конидиеносца на конидиогенные веточки и закладка септ. *Г.* Рост «привилегированных» конидий (4) в ущерб соседним клеткам (5). *Д.* Таллоконидии с промежуточными клетками. *Е.* Две отделившиеся, но еще связанные между собой конидии (*А, Б.*: $\times 600$; *В, Г.*: $\times 200$; *Д.*: $\times 300$; *Е.*: $\times 500$ *В—Е.* по Pirozynski C., Canad. J. Bot. 47 [1969] 325—334)

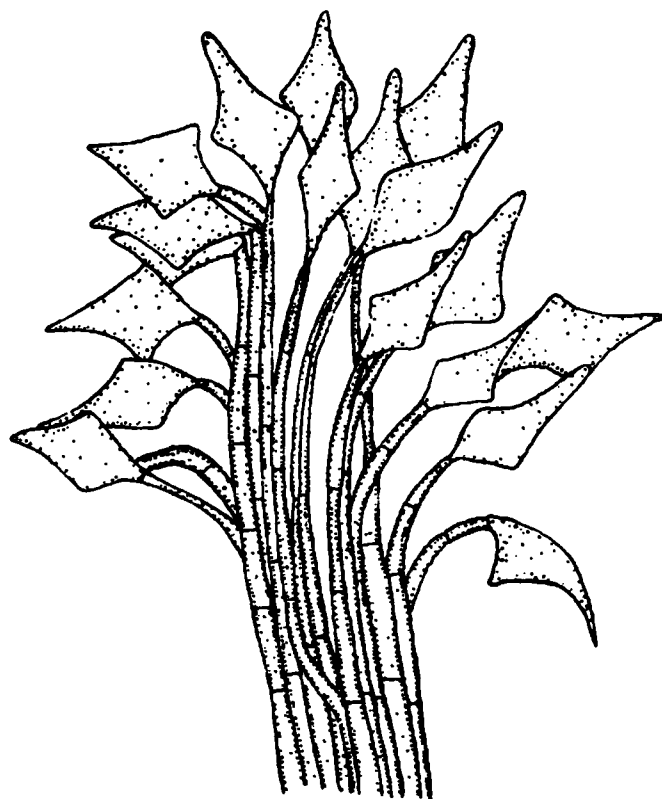


Рис. 41. *Rhombostilbella crus-pavonis*; верхняя часть коремия, несущая бластоконидии ($\times 600$; по Ciferri, Batista, Nascimento)

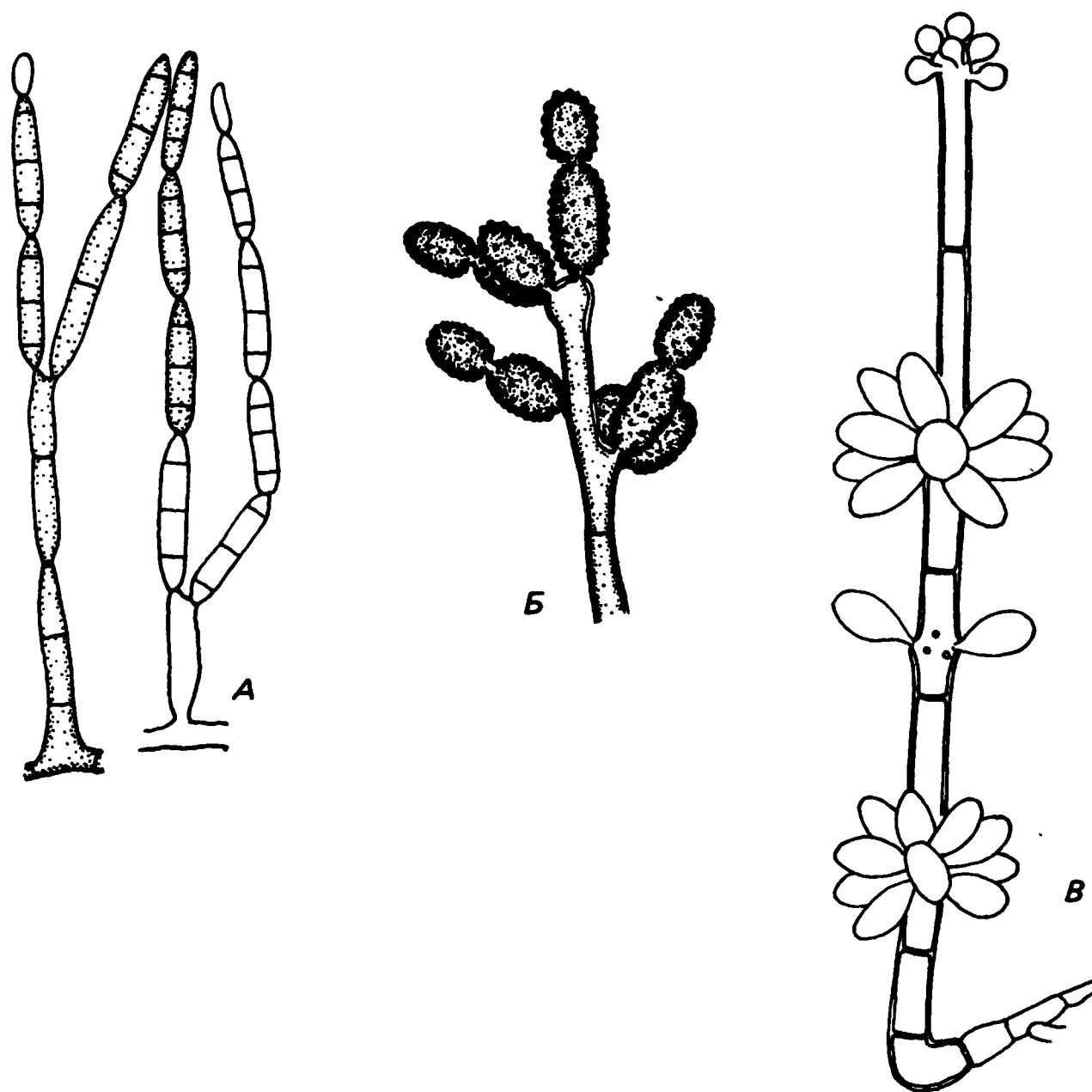


Рис. 42. Простые бластоконидии: А — *Septonema secedens* (акропетальные цепочки); Б — *Cladosporium macrocarpum* (акропетальные цепочки); В — *Gonatobotryum simplex* (ботриобластоконидии) (А: $\times 300$; Б: $\times 250$; В: $\times 350$; А: по Hughes, Б: по de Vries, В: по Barron)

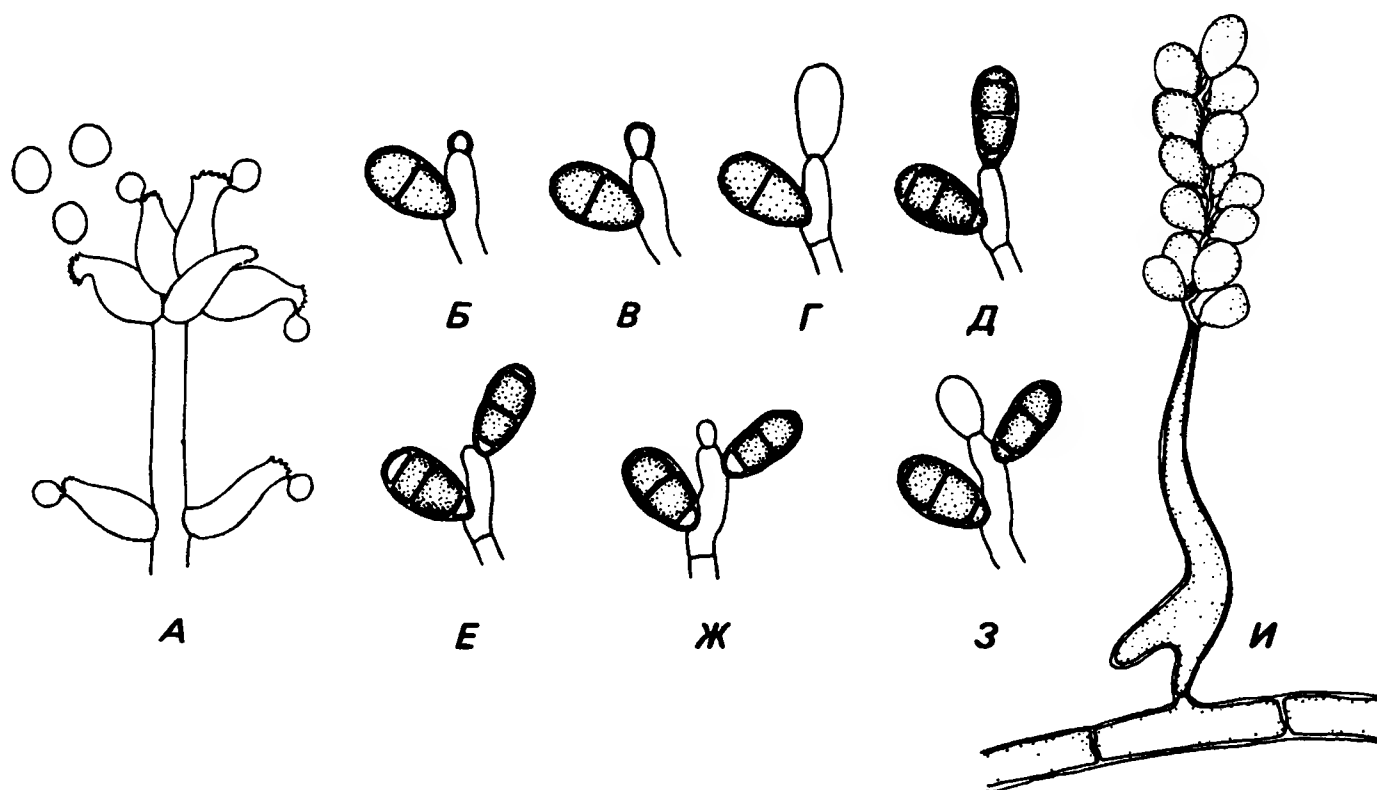


Рис. 43. Симподулоконидии. А. *Costantinella micheneri*; сдвиг конидиогенной зоны (заметен по коротким шипикам) на материнской клетке. Б—З. *Curvularia inaequalis*; продолжающийся рост материнской клетки с периодическим образованием конидий. И. Конидиальная форма *Acrodontium* гриба *Ascocorticium anomalum* (А, U: $\times 1000$; Б—З: $\times 600$; А: по Barron; Б—З: по Kendrick, Cole; И: по Oberwinkler et al.)

Рис. 44. *Helminthosporium sorokinianum* А — конидиеносец с пороконодиями; Б — отдельная конидия с базальной порой (А: $\times 660$; Б: $\times 1300$; по Luttrell)

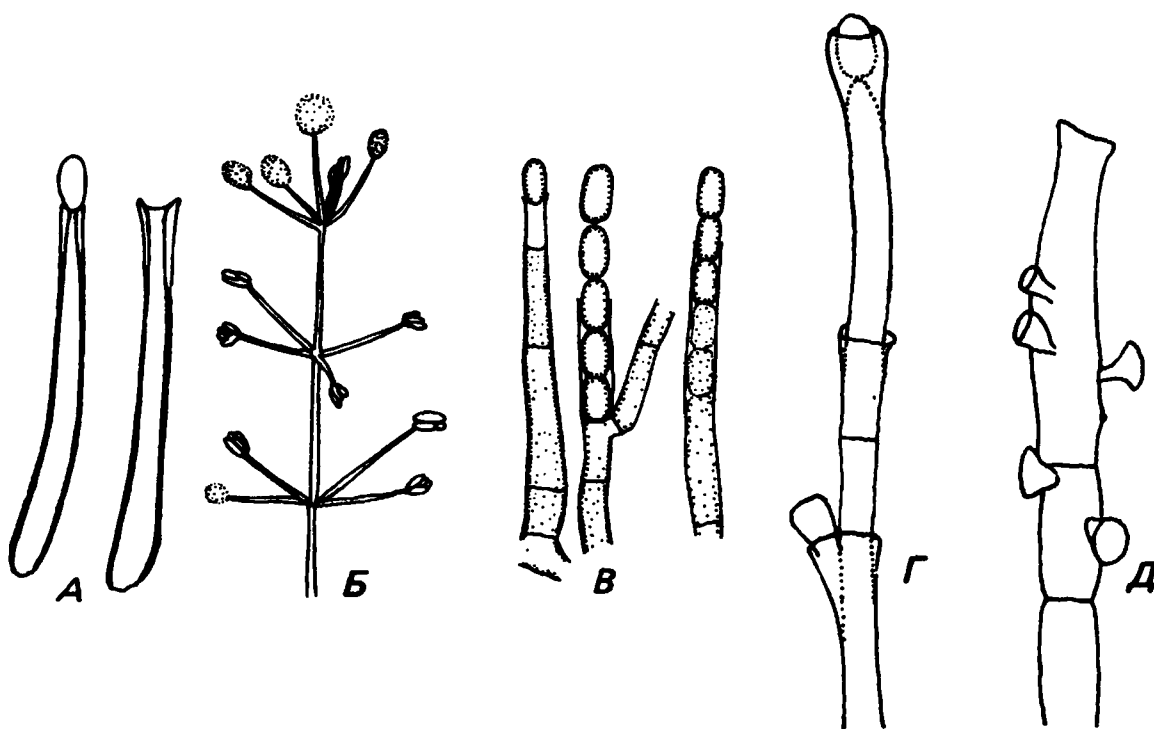
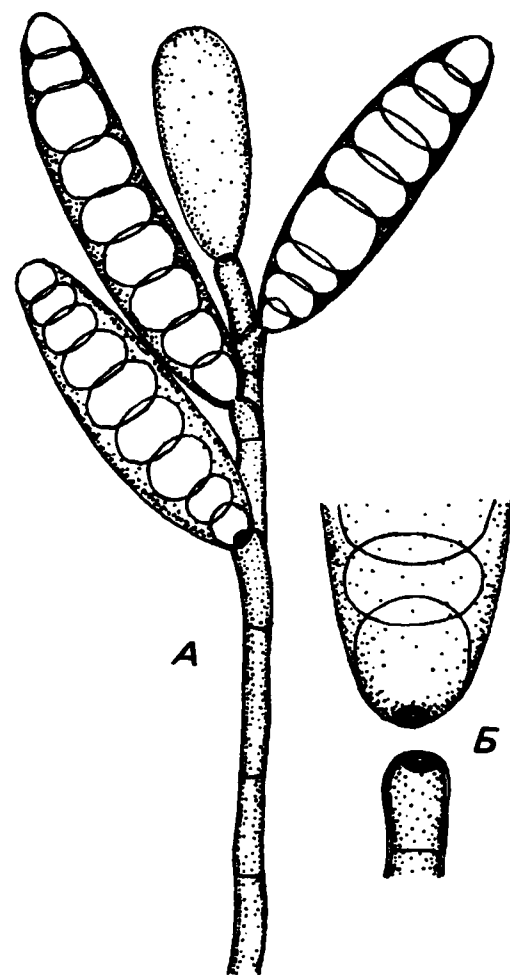


Рис. 45. Фиялкоконидии. А, Б. *Verticillium malthousei*: фиялиды; Б — конидиеносец с расположенными в мутовках фиялидами, на которых остаются склеенными в капельках конидии. В. *Thielaviopsis paradoxa* с эндогенными фиялоконидиями («эндоконидиями»). Г. *Catenularia* sp. с удлинющимися, телескопически прорастающими друг из друга фиялидами. Д. *Codinaea assamica*; «бокальчики» на поверхности свидетельствуют, что несущие клетки функционируют как мультилокулярные фиялиды (А, В — Д: $\times 1250$; Б: $\times 625$; частично по Tubaki)

Половые спороношения (телеоморфы)

Приспособления к половому размножению, как правило, связанные со сменой ядерных фаз, функционально сходны с органами бесполой споруляции, т.е. служат для распространения индивидуального штамма

Таблица 8. Кардинальные пункты онтогенеза грибов. К—кариогамия; П—плазмогамия; М—мейоз; В, ВВ—вегетативный рост (увеличение биомассы): В—в двух фазах; ВВ—только в одной из фаз

Таксон [1]	Гаплофаза Типичный элемент вегетативного тела [2]	Конец фазы [3]	Дикариофаза Типичный элемент вегетативного тела [4]
А Базидиомицеты	В Гаплоидная гифа	П Соматогамия	В Дикариотичные гифы, плодовое тело
Б Устомицеты	I —	П Споридии копулируют	ВВ Интраматрикальная гифа
	II В Гаплоидная почкующаяся клетка	П Почкующиеся клетки копулируют	В Интраматрикальная гифа
В Аскомицеты (кроме «Г»)	ВВ Гифа; почкующаяся клетка	П Разные виды копуляции	Аскогенная гифа
Г Taphrinomycetidae (аскомицеты)	В Экстраматрикальная почкующаяся клетка	П Почкующиеся клетки копулируют	В Интраматрикальная гифа
Д Эндомицеты	В Гаплоидная почкующаяся клетка	П Почкующиеся клетки К копулируют	—
Е Зигомицеты	ВВ Гифа	П Зигогамия К иногда только перед прорастанием	—
Ж Blastocladales (хитридиомицеты)	В Гаметофит, гаплоидный заросток	П Гаметы копулируют	—
		К иногда с задержкой	
З Хитридиомицеты (кроме «Ж»)	ВВ Бесполой спорангий, гаплоидные зооспоры и др.	П От копуляции гамет до оогамии	—
Гифохиттриомицеты		К иногда с задержкой	
И Оомицеты	—	П Оогамия К	—
К Миксомицеты	В Миксофлагеллат, миксамеба	П Миксофлагеллаты или миксамебы копулируют	—

Зигофаза				
Типичный элемент вегетативного тела [5]	Телеоморфа [6]	Примеры (рисунки) [7]	Особенности [8]	Первый орган после М [9]
—	Базидия М	К, 156, 163—165		Базидиоспора
—	Промицелий К, М	149, 151		Споридия
—	Сумка К, М	115—118		Аскоспора
—	Сумка (К), М	102	К часто в «клетке- ножке»	Аскоспора
В Диплоидная почкующая клетка	Сумка М	67	Ср. рис. 101	Аскоспора
—	Зигоспора	90	М только в первич- ном спо- рангии или проростко- вой гифе	Проростковая гифа или спо- ра из первич- ного споран- гия
В Спорофит, ди- плоидный за- росток	Покоящаяся спора	86	М только при прораста- нии покоя- щейся спо- ры	Зооспора из покоящейся споры
—	Покоящаяся спора, оо- спора и др.	87, 85, 82	М иногда с задерж- кой	Зооспора из покоящейся споры, ооспо- ра и др.
ВВ Гифа, зооспо- ра	Ооспора	76, 78	М при созре- вании по- ловых ор- ганов	Антеридий, оогоний
В Плазмодий, плодовое тело	Спорангий	70, 71	М в споран- гии или спорангио- споре	Спорангиоспо- ра

и переживания им неблагоприятных условий, однако они способствуют также генетической стабилизации видов за счет образования новых комбинаций наследственных факторов в ходе слияния ядер (кариогамии) и редукционного деления (мейоза).

Примерно у 70% грибов и грибоподобных протистов в цикле развития есть половая фаза, но облигатная смена поколений здесь исключение. Половое развитие предусматривает плазмогамию (П, половая копуляция), кариогамию (К), мейоз (М) и, как правило, образование мейоспор — первых спор после редукционного деления. На каком-то этапе между этими кардинальными пунктами (П—К—М) гриб растет вегетативно, увеличивает свою биомассу, накапливает энергию и обычно размножается бесполом путем. Циклы развития — отличительные признаки крупных таксонов грибов (табл. 8). Табл. 8 позволяет сопоставить таксономические концепции разных авторов друг с другом и с подходом, принятым в этой книге.

Гаплоидные грибы (табл. 8: ВВ в столбце 2). Ascomycetes, Zygomycetes, Nuhrhocytriomycetes и большинство Chytridiomycetes растут в гаплофазе, завершающейся при полном (голоморфном) развитии плазмогамией, кариогамией и редукционным делением (табл. 8, столбец 6). Однако иногда при половом процессе вместо спорангиев сначала образуются покоящиеся споры; тогда два половых ядра сливаются, как правило, только во время их прорастания — в первичном спорангии или первичной гифе. Непосредственно после этого ядро зиготы делится редукционно. Хотя такие покоящиеся споры считаются телеоморфами, мейоспорангии или их эквиваленты (первичный мицелий) возникают из них позже. Большинство действительно несовершенных грибов (никогда не образующих половых стадий), а также слизевики без телеоморф существуют как бесполое организмы в гаплофазе.

Гаплоидно-дикариотичные грибы (табл. 8: В в столбцах 2 и 4). Basidiomycetes, Ustomycetes, Taphrinomycetidae и Endomycetes образуют биомассу, соответствующую обоим этим состояниям. В некоторых случаях ядерные фазы приурочены к определенным условиям питания: часто у паразитов инфекционна только дикариофаза, тогда как гаплофаза сапротрофна. Дикарионт аскомицетов — это «паразит собственной гаплофазы».

Дереворазрушающий настоящий опенок (*Armillariella mellea*¹ ср. с. 139) — исключение, поскольку проявляет особую активность в зигофазе, которая у него дополняет обычные ядерные фазы, свойственные его ближайшим таксономическим сородичам.

Гапло-диплоидные грибы (табл. 8: В, в столбцах 2 и 5). Детали развития относящихся к этой группе дрожжей, Blastocladales и Mucromycetes разобраны в систематической части книги (ссылки см. табл. 8, столбец 7).

Диплоидные грибы (табл. 8, И). Оосфера, развивающаяся позже в по-

¹ Согласно требованиям Международного кодекса ботанической номенклатуры, этот вид должен называться *Armillaria mellea*. — Прим. пер.

кочающуюся ооспору, начинает диплоидную фазу Oomycetes непосредственно после редукции числа хромосом в антеридиях и оогониях; соответственно гаплоидное состояние очень непродолжительно.

Такая же смена ядерных фаз свойственна некоторым водорослям и простейшим, а также растениям¹ и животным.

Кардинальные пункты полового развития. Если уже кариологические последствия плазмогамии, кариогамии и редукционного деления (П, К, М, ср. табл. 8) различны, это еще больше свойственно морфологическим проявлениям данных процессов. Ниже мы несколькими примерами проиллюстрируем их общее значение, а дальнейшие детали будут рассмотрены в «систематической» части книги.

Плазмогамия. Для спаривания необходимо, например, движение в жидкой среде планогамет (направленно) или дрожжей (случайно) друг к другу, распознавание ими взаимной пригодности для копуляции (совместимости), прикрепление друг к другу, разрушение, если надо, клеточных стенок, переход ядра и плазмы в женскую половую структуру и т. д. Морфологически эти процессы достаточно основательно изучены только в отдельных случаях, тогда как о реакциях распознавания, энзимологии и роли низкомолекулярных веществ здесь почти ничего неизвестно.

Биологическое значение плазмогамии бесспорно. Относительно понятны морфогенетические предпосылки оогамии Oomycetes и зигогамии Zygomycetes, т. е. условия для образования антеридиев и оогониев или же соответственно зигофоров (ср. с. 106 и рис. 65, с. 118); половое слияние клеток происходит только между этими органами. Рост зигофоров по направлению друг к другу обеспечивают «зиготропные аттрактанты».

Местом плазмогамии у Ascomycetes часто служит аскогон. Иногда мужские зачатки в форме сперматозоидов (см. с. 216) попадают в специализированный гифообразный воспринимающий орган — трихогину (см. рис. 105) и через несколько клеток передаются оттуда в аскогон («дробная» плазмогамия с поэтапным транспортом ядра). Сходно происходит оплодотворение некоторых Basidiomycetes (ср. с. 267).

Иногда попарно копулируют, по-видимому, недифференцированные соседние клетки, в ряде случаев происходящие от одной материнской (педогамия, ср. рис. 101, с. 210).

Кариогамия (диплоидизация). У низших грибов (Zygomycetes и Endomycetes) слияние ядер (К, см. табл. 8) происходит непосредственно после плазмогамии (П), а у высших чаще всего в исходно дикариотичных клетках (см. рис. 46). Хромосомы, которые в этой фазе разделены на хроматиды (ср. с. 41), последовательно укорачиваясь, располагаются гомологичными парами, причем равнозначные отрезки парных хромосом прилегают друг к другу. Результат — зиготическое, или диплоидное, ядро, в боль-

¹ Это не совсем верно: у высших растений гаплоидная фаза, хотя и сильно подавленная, все же присутствует в цикле развития.— *Прим. пер.*

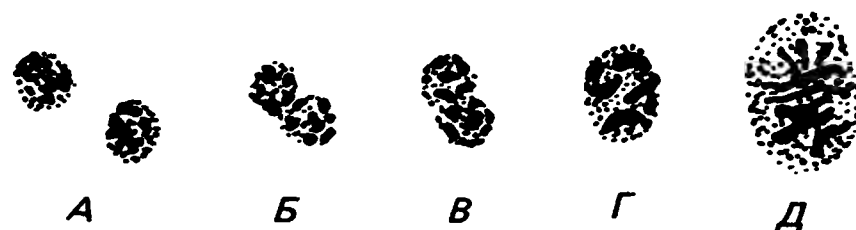


Рис. 46. Аскомицет *Rhytisma acerinum* (Phacidiales); кариогамия в клетке аскогенной гифы: *А* — *В* — разные стадии слияния ядер; *Г* — ядро непосредственно после кариогамии; *Д* — переход к профазе мейотического деления ($\times 2000$ по Aragno)

шинстве случаев сразу же переходящее к редукционному делению (ср. табл. 8, столбец 5).

Мейоз (редукционное деление). В типичном случае за кариогамией вскоре следует редукция хромосомного набора, для чего, вообще говоря, требовалось бы только одно ядерное деление. Практически же у всех организмов, включая грибы, их два — сопряженных и следующих друг за другом (у Ascomycetes, как правило, происходит и третье, обычное, — постмейотический митоз). Обозначения фаз мейоза и митоза в целом совпадают (ср. рис. 13, с. 40), однако у этих процессов есть и некоторые различия (рис. 47):

1. К началу мейоза хромосомы всегда располагаются попарно. Спа-

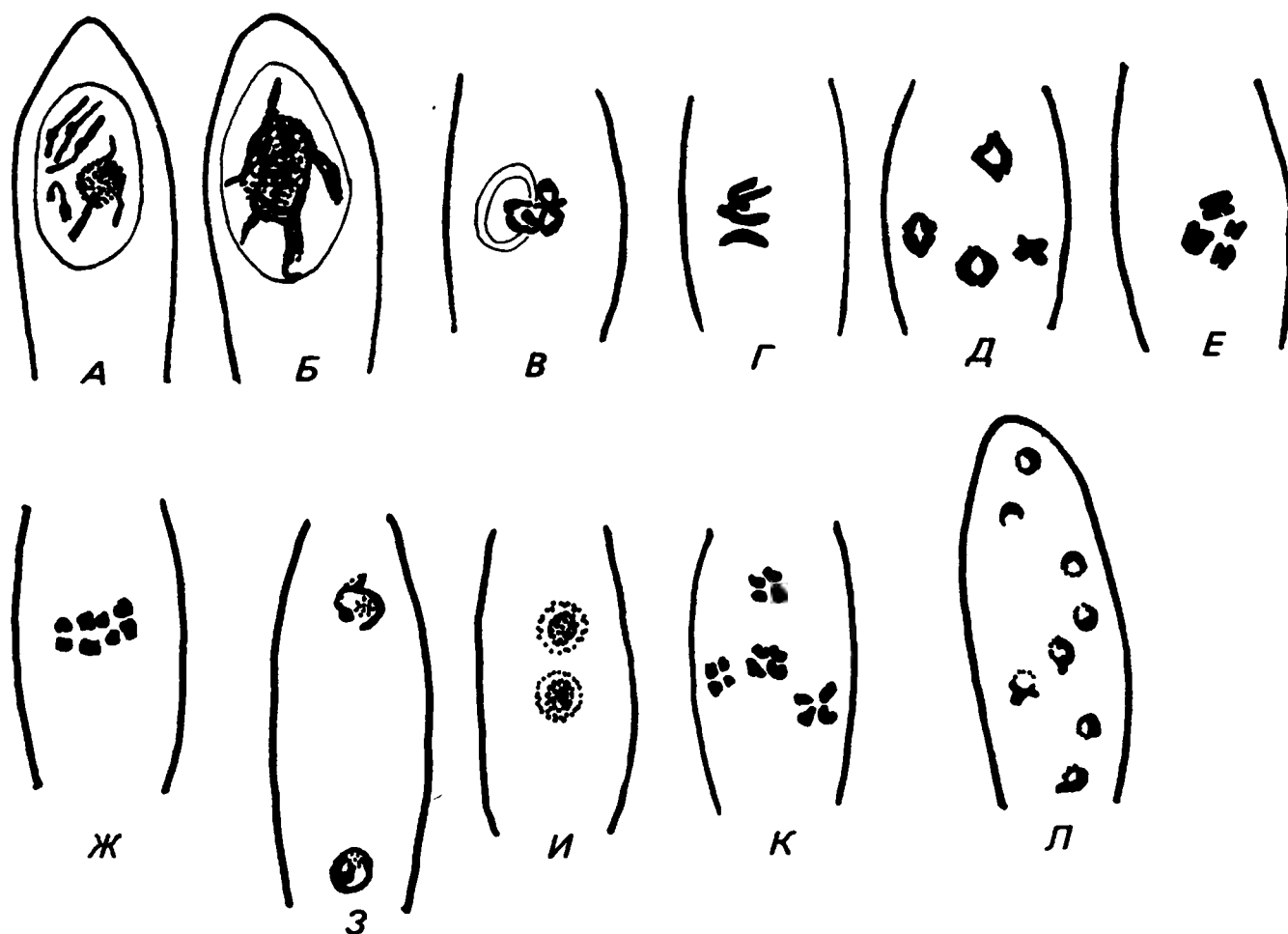


Рис. 47. Аскомицет *Rhytisma acerinum* (Phacidiales); мейоз в сумке. Особенность этого гриба — исчезновение ядерной мембраны во время деления. *А* — *Е*. Стадии профазы первого этапа деления: *А* — лептотена; *Б* — зиготена; *В*, *Г* — пахитена; *Д* — поздняя диплотена; *Е* — диакинез. *Ж* — *Л*. Три ядерных деления в сумке: *Ж* — ранняя анафаза; *З* — телефаза первого этапа деления; *И* — первая интерфаза; *К* — анафаза второго этапа деления; *Л* — телефаза постмейотического митоза (*А* — *К*: $\times 2000$; *Л*: примерно $\times 1700$; по Aragno, номенклатура по Nultsch)

ривание их нередко осуществляется уже в ходе кариогамии, которая, таким образом, смыкается с профазой первого мейотического деления.

2. Первое деление мейоза заканчивается не так, как митоз. Поскольку в телофазе последнего обычно восстанавливается организация рабочего (интерфазного) ядра, анафаза-I мейоза непосредственно переходит в его профазу-II (в случае постмейотического митоза так же осуществляется переход от второго к третьему делению).

3. В результате двух мейотических делений возникают не два дочерних, как при митозе, а четыре «внучатых» ядра (тетрада или после третьего деления — октет).

4. Хромосомы родителей (по набору от каждого) содержат вместе $4n$ хроматид, которые во время первого деления мейоза не разделяются. Эти хромосомы движутся во время анафазы к полюсам с участием волокон веретена; правда, они могут обмениваться отдельными сегментами после кроссинговера, морфологически различимого по «хиазмам» (рис. 62, с. 114).

У каждого полюса в конечном счете собирается гаплоидный набор из n хромосом. Таким образом, уже при первом мейотическом делении происходит редукция ($2n \rightarrow n + n$) (так называемая прередукция). В обоих гаплоидных наборах случайно перемешаны хромосомы, происходящие от обоих родителей, иногда с отрезками, обмененными с гомологичной хромосомой партнера (ср. рис. 62, Г).

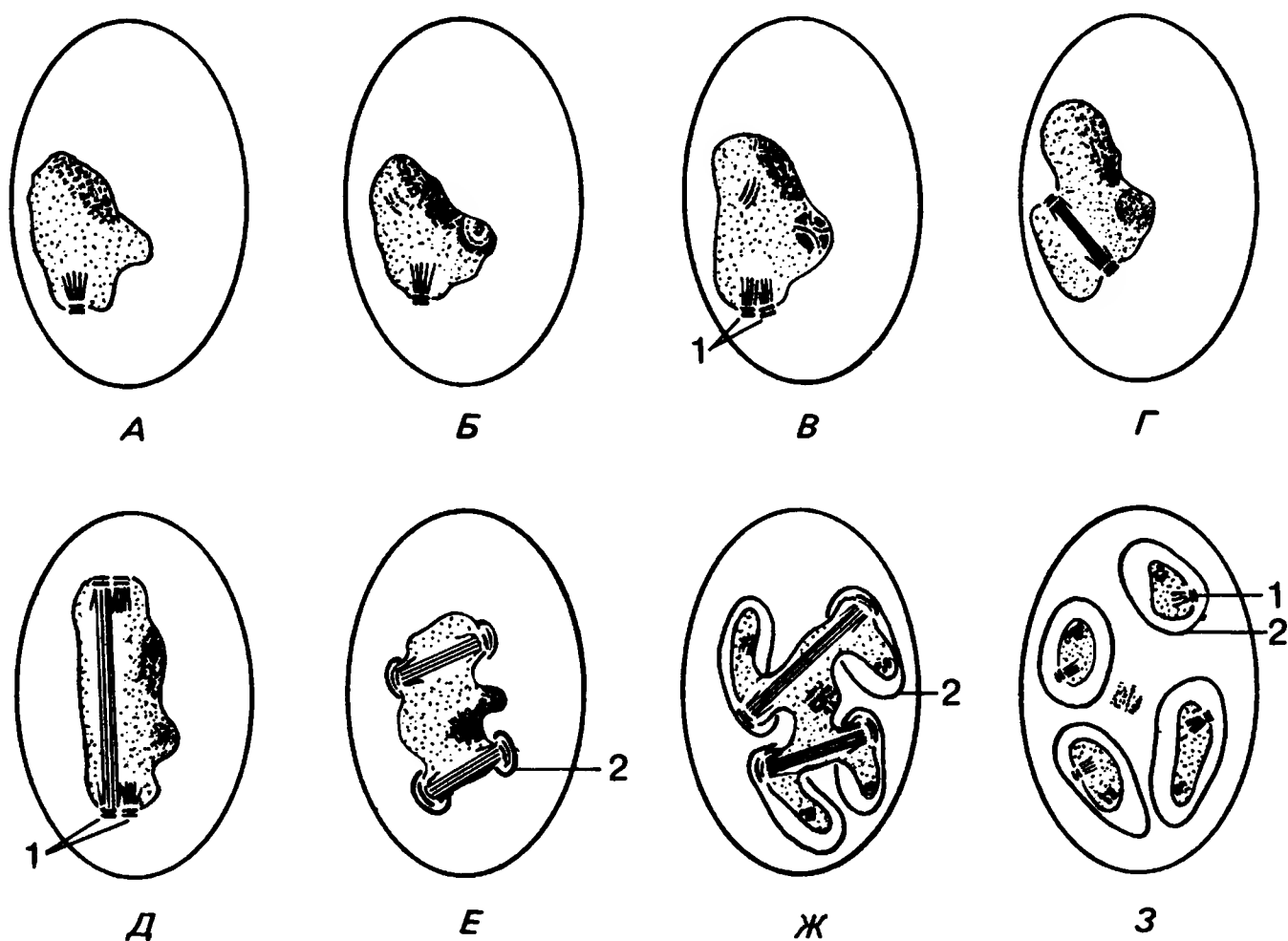


Рис. 48. Мейоз и спорообразование в сумке *Saccharomyces cerevisiae* (полусхематично). А — Г. Первое мейотическое деление ядра. Д. Деление полярного тельца веретена (1). Е — З. Второе мейотическое деление ядра; начиная от полюсов веретена с постепенным расширением охваченного пространства будущие аскоспоры окружаются двойными мембранами (2) (по Beckett et al., 1974)

При переходе ко второму мейотическому делению п хромосом расщепляется на хроматиды; дальнейшее развитие событий (как и третье деление) почти не отличается от соответствующих процессов при митозе.

5. Спорообразование. Каждое из четырех или восьми постмейотических ядер, которые впоследствии у некоторых видов делятся еще от одного до четырех раз, соответствует, как правило, одной мейоспоре.

Типичное число спор в мейоспорангиях: 8 на сумку у *Ascomycetes*, 4 у *Endomycetes*, 4 на базидию у *Basidiomycota*. Многоспоровость встречается во всех группах, но характерна для *Zygomycetes* и грибоподобных протистов. У некоторых *Ascomycetes* в аскоспорах по два ядра, происходящих от разных материнских ядер, оказавшихся рядом в сумке.

Мембранная система (аналогично рис. 31, с. 61) либо разделяет всю цитоплазму спорангия, либо часть ее не охватывается фрагментацией (процесс, ранее называвшийся «свободным образованием клеток», ср. рис. 48). Ее не используемый для формирования спор остаток служит для упаковки последних, осмотически активируемым веществом или выполняет другие функции.

Из базидий в противоположность сумкам и другим мейоспорангиям ядра с некоторым количеством цитоплазмы мигрируют в стеригмы. Базидиоспоры развиваются в стеригмах «экзогенно» и окружены двойной клеточной стенкой.

Биохимия грибов

Клетки всех живых организмов во многом сходны по химическому составу (нуклеиновые кислоты, ферменты и т. д.), причем идентична даже стерическая конфигурация молекул (L-аминокислоты, D-сахара) и протекают в принципе одинаковые реакции (репликация ДНК, синтез белка с участием РНК, перенос энергии с образованием или распадом АТФ и т. д.). Биохимическому единообразию противостоит общеизвестное огромное разнообразие организмов: достаточно вспомнить о 120 000 описанных видах грибов (общее число их оценивается в 250 000), у каждого из которых в биохимии есть «что-то особое». Дифференциация организмов основана на бесчисленных комбинациях в принципе одинаковых основных компонентов и реакций.

У грибов, как и у других организмов, три главные функции: синтез макромолекул и липидов (увеличение биомассы); получение энергии и строительного материала для обмена веществ; превращения в рамках вторичного метаболизма, отражающие различия и особенности видов. Две первые функции, связанные с вегетативным развитием (трофофазой), объединяют понятием «первичный обмен веществ». Здесь представители разных групп грибов в значительной степени сходны. Их талломы на большом протяжении контактируют с субстратом, и каждая вегетативная единица питается самостоятельно. Поглощение и расходование питательных веществ взаимно уравновешены; это в значительной мере касается и усвоения сложных субстратов с помощью экзоферментов (ср. рис. 53), и отчасти даже потребности в той или иной пище. Грибная масса регулярно увеличивается. Позже, по мере накопления метаболитов, истощения среды и прочих изменений условий равновесие или регуляция метаболизма нарушается и происходит переход ко вторичному обмену веществ (идиофазе). «Типичные» грибы образуют воздушный мицелий, существование которого зависит от транспорта веществ внутри таллома. Только в ходе такого репродуктивного развития проявляется богатая морфологическими деталями «индивидуальность» грибных таксонов. Физиологически ей соответствует множество вторичных метаболитов, образующихся на тех же путях обмена веществ, что и первичные (ср. рис. 58). Они накапливаются в клетках, выделяются в среду или используются грибами в новых, продолжающих меняться условиях. В противоположность первичному метаболизму, в идиофазе единообразие отсутствует. Многие

реакции здесь регулируются нестрого. Резкий и широкомасштабный переход от первичного ко вторичному обмену веществ редок; часто при этом останавливается синтез макромолекул. Изменения касаются прежде всего отдельных этапов обмена веществ, и иногда могут вызываться в лабораторных условиях (как в случае микроциклического развития, ср. с. 49).

Считается, что между близкородственными грибами химическое сходство выше, а чем дальше друг от друга таксоны, тем больше между ними различий. Однако это справедливо только при сравнении в «идентичных» условиях. Как и строение (см. с. 27 и далее), химический состав и обмен веществ грибов определяются двояко—наследственностью (таксономическая составляющая) и окружающей средой (реактивная составляющая). Например, при определенных обстоятельствах между осуществляющими брожение почкующимися клетками совершенно разных грибов больше сходства, чем между такими клетками и воздушными гифами одного и того же вида. Еще сильнее различия между вегетативной и репродуктивной фазами грибов.

За исключением дрожжей и дрожжевидных организмов, виды и роды которых различаются «биохимически», химико-физиологические признаки используют в основном для характеристики более крупных таксонов (см. табл. 9).

В промышленности применяются самые различные особенности грибного обмена веществ: реакции разложения, участвующие в них ферменты, первичные и вторичные метаболиты (ср. с. 129 и далее).

Ниже мы рассмотрим макромолекулы и клеточные мембраны грибов, усвоение ими питательных веществ, процессы первичного и вторичного метаболизма.

Таблица 9. Хемотаксономические характеристики некоторых групп грибов. Символы означают хемотипы. Их расшифровка и детали — см. ссылки

Группа признаков	Оомицеты	Гифохитриомицеты	Хитридиомицеты	Зигомицеты	Эндомицеты	Аскомицеты	Устомицеты	Базидиомицеты
Биосинтез лизина (с. 095)	ДАП	ДАП	ААП	ААП	ААП	ААП	ААП	ААП
Ферменты синтеза триптофана (с. 095)	IV		I	III	II	I		(I)/III
Клеточная стенка (табл. 12)	II	III	V	IV/V	VI	V	VII	V
Многоатомные спирты (с. 092)	0		II	I	II	II	II	II

Макромолекулы грибной клетки

Хотя в ходе обмена веществ важны почти все факторы и все компоненты клетки влияют друг на друга, в ней царит четкая иерархия. Нуклеиновые кислоты, находящиеся на ее вершине, особенно дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), определяют обязательную последовательность важнейших превращений и — на основе наследственных регуляций — соответствие их окружающим условиям. ДНК хранит, рибонуклеиновые кислоты (РНК) мобилизуют генетическую информацию, преобразуя ее в реакции с участием ферментов — важнейших для организма белков. Другие белки, а также третий класс макромолекул — полисахариды — входят в состав жизненно важных структур грибов. В макромолекулах отдельные составные части (мономеры) соединены между собой в строгом, генетически обусловленном порядке; их последовательность определяется ходом биосинтеза.

Нуклеиновые кислоты

Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК). Грибная клетка (объем около 50 мкм^3) содержит в среднем в 2,5—10 раз больше ДНК, чем бактериальная ($1\text{—}2 \text{ мкм}^3$), но в 200—300 раз меньше, чем растительные и животные клетки (часто объемом $5000\text{—}50\,000 \text{ мкм}^3$). Наряду с этим есть и качественные различия. Доля неповторяющихся последовательностей ДНК составляет у *Achlya* (Oomycetes) 82%, у *Aspergillus* (Deuteromycetes) — 97%, у *Neurospora* (Ascomycetes) — 90%, тогда как на такие «единичные копии» (“single copies”) приходится лишь 55% ДНК у крупного рога-того скота и 25% у пшеницы. В хромосомах, вероятно, у всех эукариот упаковка ДНК напоминает нити жемчуга; у грибов каждая «бусина» (нуклеосома) содержит примерно 140 пар нуклеотидов (П.Н.), а соединительные цепи состоят примерно из 20 П.Н. (в одном гене около 120 П.Н.).

У *Achlya*, по-видимому, всего 30 000 генов, из которых 2000 (7%) считывается в вегетативной фазе. *Saccharomyces* из своих 10 000 генов использует для роста 3000—4000 (30—40%), *Neurospora* из 20 000—2000 (10%), а *Aspergillus nidulans* из 22 000—5600—6000 (около 27%); для сравнения укажем, что развитие конидиеносцев *A. nidulans* требует экспрессии 6600 генов (в том числе 1300 только в этой фазе), а образование конидий — 6500, включая 300 специфичных для данного процесса. В настоящее время существуют методы определения последовательности азотистых оснований (нуклеотидов) нуклеиновых кислот; а гибридизация последних (образование комплементарных пар нитей и их фрагментов, выявление степени подобного спаривания) позволяет сравнивать ДНК разного происхождения. Большинство собранных на сегодняшний день данных касается доли пар гуанин-цитозин (ГЦ) в грибной ДНК (см. табл. 10).

Отклоняющиеся от средних для группы значения позволяют указать отнесенные к ней ошибочно таксоны и провести ревизию неоднородных

Таблица 10. Процентная молярная доля пары гуанин + цитозин в составе оснований ДНК у разных грибов¹

Таксоны	мол. % (Г + Ц)
Oomycetes	
<i>Phytophthora</i>	47,5
Zygomycetes	[35—49]
<i>Mucor, Zygorhynchus</i>	35—41
<i>Phycomyces</i>	39—44
<i>Absidia, Rhizopus</i>	44—49
<i>Syncephalastrum</i>	47—48
Endomycetes	[36—50]
<i>Debaryomyces, Saccharomyces</i>	36—46
<i>S. cerevisiae</i>	36—41
<i>Dipodascus (Endomyces)</i>	39—43
<i>Pichia</i>	40—46
<i>Metschnikowia</i>	42—48
<i>Saccharomycopsis</i>	50
Fungi imperfecti, родственные Endomycetes	
<i>Candida boidinii</i>	33
<i>Candida albicans, C. tropicalis</i>	35—36
<i>Candida diddensii, C. melinii, C. parapsilosis</i>	40—41
<i>Candida tenuis, C. utilis</i>	44—46
<i>Candida rugosa</i>	50
Fungi imperfecti неясного родства	
<i>Candida catenulata (C. brumptii), Candida zeylanoides</i>	54—58
Ascomycetes	[46—55]
<i>Sclerotinia</i>	46
<i>Helvella</i>	50
<i>Sporormia</i>	51
<i>Gelasinospora</i>	50—55
<i>Claviceps</i>	53
<i>Neurospora</i>	52—55
Fungi imperfecti, родственные Ascomycetes	
<i>Aspergillus</i>	47—52
<i>Botrytis, Trichothecium</i>	50
<i>Penicillium</i>	52—55
Ustomycetes	[48—70]
Fungi imperfecti, родственные Ustomycetes	
<i>Sporobolomyces roseus</i>	50—51
<i>S. salmonicolor</i>	63—64
<i>Rhodotorula rubra</i>	60—63
<i>Trichosporon beigeli</i>	62
Basidiomycetes	[44—58]
<i>Agaricus, Psalliota</i>	44
<i>Bovista</i>	51
<i>Filobasidiella neoformans</i>	51
<i>Polyporus</i>	57
<i>Amanita, Schizophyllum</i>	51—58
Для сравнения	
Микроорганизмы в целом	22—74
Высшие растения	28—49

¹ В основе таблицы лежат данные следующих публикаций: Arx, J. A. von: Antonie van Leeuwenhoek 45 (1979), 547—555; Clark, M. C. et al.: Canad. J. Microbiol. 14 (1968) 482—483; Dutta S. K. et al.: Genetics 57 (1967) 719—727; Hall R.: Bot. Rev. 35 (1969) 285—303; Marmur J. et al.: Ann. Rev. Microbiol. 17 (1963) 329—372; Meyer, S. A., H. J. Phaff: J. Bacteriol. 97 (1969) 52—56; Oberwinkler, F. in Frey et al. (1977); Stenderup, A., A. L. Bak: J. Gen. Microbiol. 52 (1968) 231—236; Storck, R.: J. Bacteriol. 91 (1966) 227—230; Tyrrell, T.: Bot. Rev. 35 (1969) 305—316; Weijman, A. C. H.: Antonie van Leeuwenhoek 43 (1977) 323—331; 45 (1979) 119—127.

групп, например, дрожжевидных грибов *Candida*, *Torulopsis* и *Trichosporon*. Еще продолжают попытки разделения анаморфных Basidiomycetes, Ustomycetes, Ascomycetes и Endomycetes по содержанию ГЦ-пар (ср. с. 216).

Рибонуклеиновые кислоты (РНК). Три типа РНК — рибосомная (рРНК), матричная (мРНК) и транспортная (тРНК) — синтезируются на ДНК (транскрипция). Все они участвуют в синтезе белка (трансляция). Функции РНК у грибов такие же, как и у других организмов, однако в строении ее нередко специфические отклонения, особенно у рРНК и поверхности рибосом. Реакции синтеза белка на рибосомах лежат в основе многих механизмов регуляции и других биохимических влияний и зависимостей.

На эти чувствительные участки обмена веществ действуют многочисленные *антибиотики*. Противогрибные аминогликозиды *касугамицин* и *валидамицин* (ср. рис. 56, Е, с. 97) предположительно ингибируют синтез белка на рибосоме. К *гризеофульвину*, который после активного поглощения клеткой, по-видимому, связывается с РНК, чувствительны лишь некоторые грибы, в том числе дерматофиты; повреждение им мембраны и клеточной стенки (симптом: курчавость, или “curling”), — скорее всего, следствие еще неизвестного первичного действия на нуклеиновые кислоты. *Циклогексимид* из-за его токсичности можно использовать только в лаборатории; предполагают, что он нарушает перенос пептидил-тРНК с акцепторного на донорный участок крупной субъединицы рибосомы некоторых эукариот. Дерматофиты и *Candida albicans* к нему невосприимчивы, а Mucogaseae и многие другие «плесени» и дрожжи чувствительны.

Белки

Белки — это полипептиды, состоящие из аминокислотных остатков; многие белки связаны с другими химическими компонентами (гликопротеины, липопротеины и т. д.). Синтез полипептидных цепей происходит на рибосомах с участием аминоацил-тРНК как переносчика мономеров, мРНК как матрицы для трансляции, ферментов, кофакторов и источника энергии. В грибных клетках представлены главным образом два типа белков: ферменты и склеропотеины.

Ферменты — это биокатализаторы, участвующие почти во всех клеточных реакциях, требующих строго регулируемых на стадии первичного обмена веществ условий. Приведем некоторые типичные для грибов примеры.

Целлюлазы. Разложение целлюлозы осуществляют совместно три типа ферментов (см. рис. 51, А, с. 84). Эндо-1,4-глюканазы расщепляют ее цепочки «изнутри», высвобождая все больше их концов, от которых экзо-1,4-глюканазы отделяют целлобиозные димеры; наконец, другие β-глюкозидазы образуют из целлобиозы глюкозу. Конечные продукты — целлобиоза или глюкоза — ингибируют соответствующие ферменты,

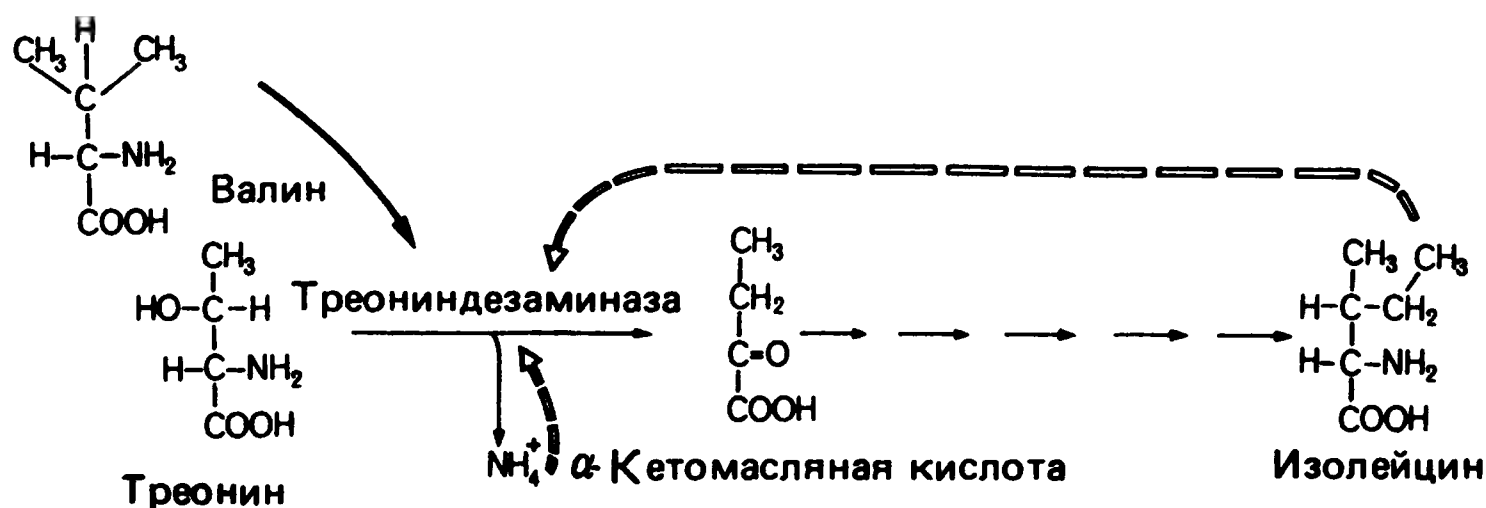


Рис. 49. Ингибирование по механизму обратной связи (конечным продуктом) треониндезаминазы при биосинтезе изолейцина. Валин активирует превращение (по Holldorf, Förster)

синтезируемые только в присутствии целлюлозы как субстрата. Кроме целлюлаз, известно много других *адаптивных* ферментов, работающих наряду с *конститутивными*, которые образуются всегда.

Треониндезаминаза дрожжей катализирует начальную реакцию цепи биосинтеза, ведущей от треонина к изолейцину (рис. 49). Конечный продукт ингибирует эту реакцию, а валин активирует. Фермент связывается с субстратом — треонином — одним своим участком, а с ингибитором и активатором — другими (аллостерический эффект за счет изменения конформации белка; ср. рис. 50). Как у эндоглюканаз и β-глюкозидаз, активность треониндезаминазы дрожжей подавляется конечным продуктом (отрицательная обратная связь), что позволяет избежать «лишней» работы присутствующего в среде фермента.

Изоферменты — это ферменты, действующие одновременно и примерно одинаково. Они катализируют, например, одну из начальных реакций, ведущих от пентозофосфатного цикла к ароматическим аминокислотам (рис. 54, 14). Их активность регулируется путем ингибирования

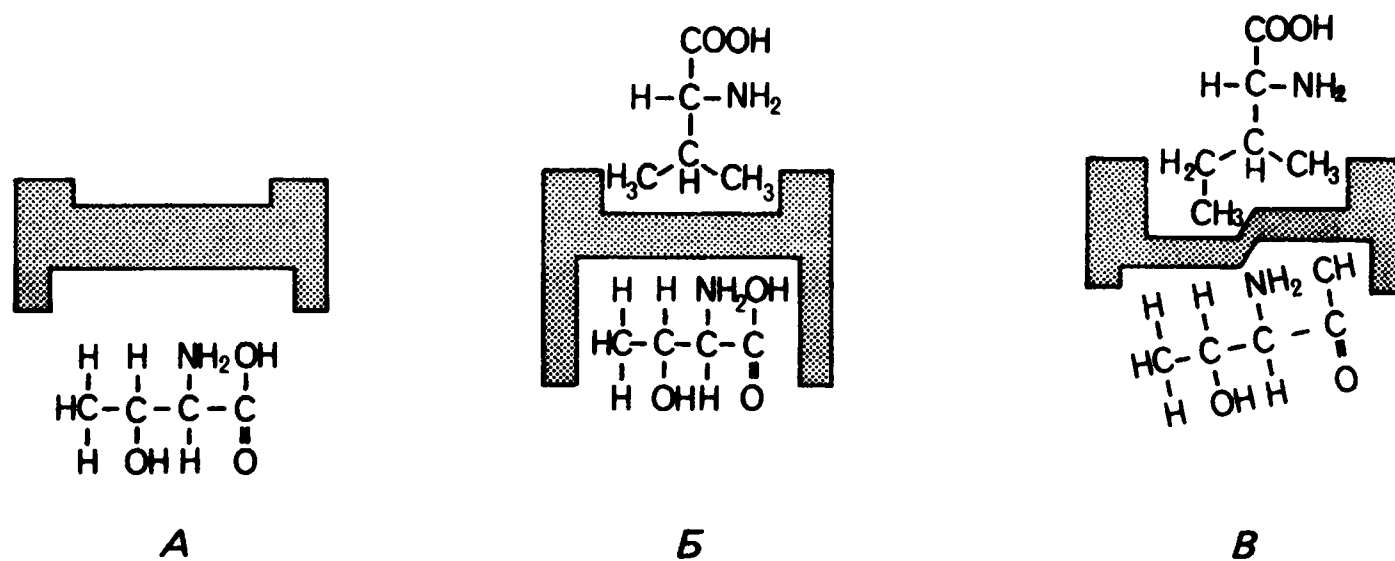


Рис. 50. Модель аллостерического эффекта на примере треониндезаминазы (ср. рис. 49): *A* — фермент свободен, *B* — активация валином; *C* — ингибирование изолейцином препятствует связыванию субстрата (треонина) (по Holldorf, Förster)

различными образующимися веществами, так что почти всегда возникает какое-то количество конечного продукта.

Экзоферменты (например, многие целлюлазы и протеазы) выделяются грибной клеткой в среду. Позже она может поглощать продукты осуществляемого ими разложения субстрата. Однако большинство ферментов используется внутри клетки и локализовано там же (*эндоферменты*).

Мультиферментные комплексы и агрегированные ферменты одновременно и в одной «точке» пространства обслуживают целую последовательность сопряженных между собой реакций, например, синтез жирных кислот или триптофана (ср. с. 96).

Проферменты — это неактивные предшественники *активируемых ферментов*. Активация осуществляется, например, специфичными протеазами.

Некоторые другие типы ферментов будут упомянуты ниже (например, протеазы на с. 88, АТФазы в следующем разделе, цитохромы на с. 93).

Склеропротеины. Важные белки грибной клетки, не относящиеся к ферментам, — тубулины микротрубочек (ср. рис. 13, 6—7, с. 40 и рис. 14, 1—2, с. 44; волокна жгутиков также состоят из тубулина, «ручки» этих волокон — из динеина, т. е. АТФазы). Термином «склеропротеины» (т. е. скелетные, опорные, или структурные, белки) обычно обозначают у грибов составные элементы (полисахаридных) клеточных стенок, определяющие их строение.

Полисахариды

Полисахариды — широко распространенные продукты ассимиляции — это полимеры гексоз, пентоз, уроновых кислот, сахароспиртов, а также их amino- и другие производные. В клеточных стенках грибов всегда присутствуют несколько их типов. Наряду с гомополисахаридами из одинаковых мономеров — целлюлозой, хитином, α -глюканом и т. д. (ср. рис. 51), здесь много гетерополисахаридов (пример — глюкоманнаны некоторых дрожжей из мономеров глюкозы и маннозы в соотношении примерно 9:1). Важнейшие молекулы клеточной стенки представляют собой цепочки с гликозидными связями, т. е. это гликаны самого различного состава (табл. 11).

Свойства полимеров отчасти зависят от типа связи между мономерами; неразветвленные или слабозветвленные цепочки служат каркасом, а прочие компоненты — упрочняющими наполнителями или цементирующими веществами клеточной стенки. Промежуточный продукт разложения целлюлозы — целлобиоза (ср. рис. 51, А), а гликоген, расщепляясь, дает мальтозу (дисахарид с 1-4-связью) из неветвящихся участков и изомальтозу (с 1,6-связью) из участков разветвления макромолекулы. Другие особенности полисахаридов — результат химических связей, образуемых мономерами с фосфатными остатками и т. д. Полимеры

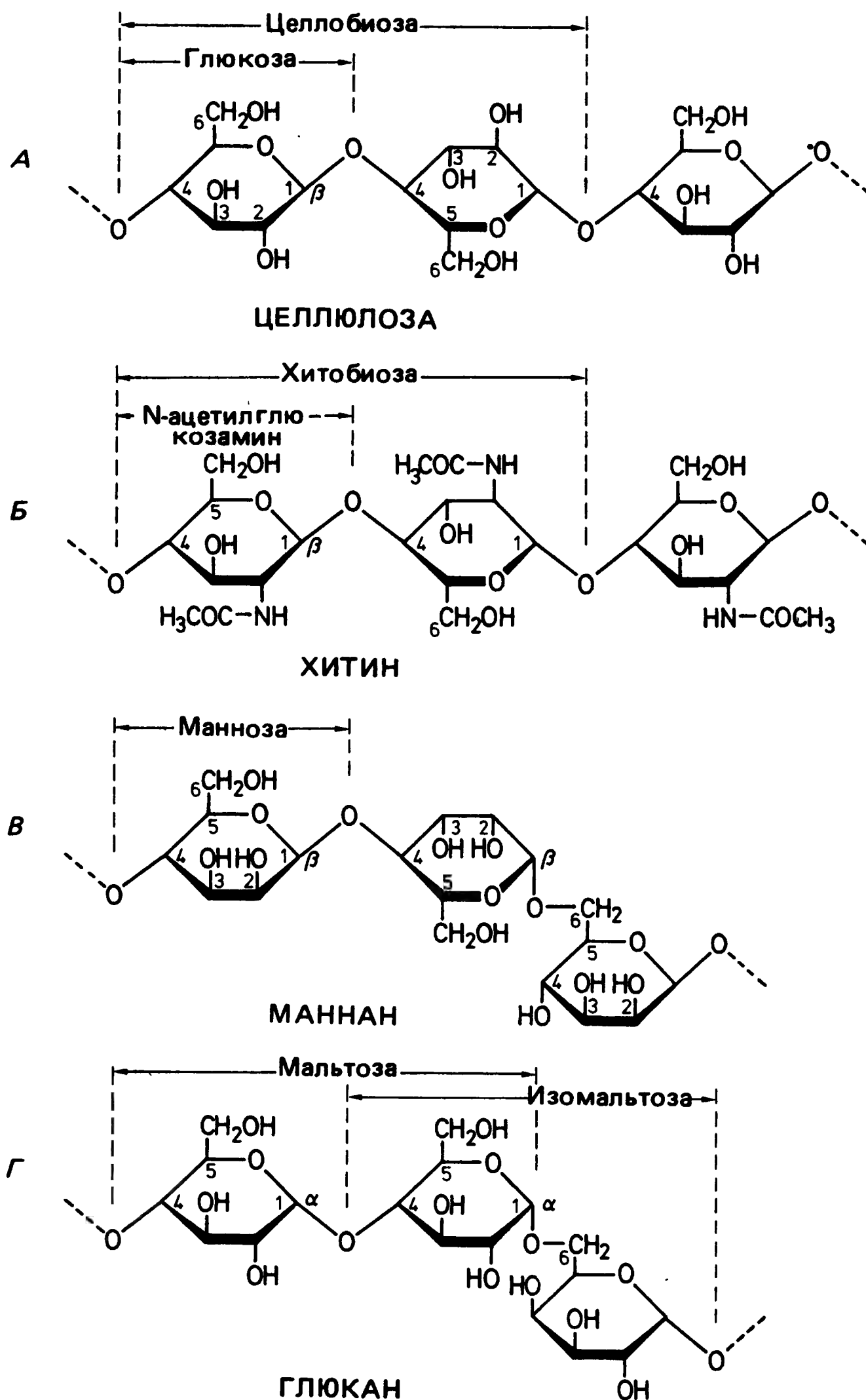


Рис. 51. Компоненты клеточной стенки, фрагменты полисахаридных молекул. *А.* Целлюлоза (β -1,4-глюкан). *Б.* Хитин — также с β -1,4-связями. *В.* Маннан с β -1,4-и β -1,6-связями. *Г.* Глюкан с α -1,4- и α -1,6-связями

Таблица 11. Частые у грибов полисахариды

Тип глюкана	Связь	Распространение (кроме клеточных стенок грибов, табл. 12)
Глюканы		
Целлюлоза (рис. 51, А)	$\beta 1 \rightarrow 4$	Водоросли, низшие растения, все высшие растения, животные (оболочники), бактерии (<i>Acetobacter</i>)
Гликоген	$\alpha 1 \rightarrow 4$ ($\alpha 1 \rightarrow 6$)	Грибы многих классов (как запасное вещество в цитоплазме), многие животные, бактерии
Глюканы грибов		
Дрожжевой глюкан.	$\beta 1 \rightarrow 6$ ($\beta 1 \rightarrow 4$, $\beta 1 \rightarrow 3$)	Сходные глюканы у водорослей
Нигеран	($\alpha 1 \rightarrow 3$, $\alpha 1 \rightarrow 4$) _n	
Прочие (например, рис. 51, Г)	$\alpha 1 \rightarrow 4$ $\alpha 1 \rightarrow 6$ и т. д.	
Маннаны (рис. 51, В)	$\beta 1 \rightarrow 4$ ($\beta 1 \rightarrow 6$)	Водоросли, растения (например, финик, косточковые)
(обычно гетероглюканы с остатками глюкозы, галактозы и т. д.)	$\alpha 1 \rightarrow 4$	
Галактаны	$\alpha 1 \rightarrow 4$	Пектины (карбоксиметилполигалактуроновые кислоты): многие растения
Полигалактуроновые кислоты	$\beta 1 \rightarrow 4$	
Хитозан	$\beta 1 \rightarrow 4$	Животные: членистоногие и другие беспозвоночные (наружный скелет)
Хитин (рис. 51, Б)		

и клеточные стенки приобретают при этом новые свойства. Несмотря на онтогенетически обусловленную изменчивость, у грибов известны группоспецифичные особенности строения клеточной стенки (ср. табл. 12). Она всегда содержит несколько типов полисахаридов. У почкующихся клеток всех классов грибов здесь высока доля маннозы, тогда как в гифах больше нейтральных моносахаридов, например, фукозы (метилпентоза), галактозы или глюкозы, а также белка. В различных количествах наряду с собственно структурными элементами клеточной стенки как включения в ней обнаружены меланины, растворимые сахара, пептиды, аминокислоты, фосфаты и другие соли.

Так как при исследовании таксономически спорных групп грибов сейчас чаще всего пытаются выяснить и строение их клеточной стенки, табл. 12 в будущем, скорее всего, пополнится. Точные данные о компонентах стенки слизевиков отсутствуют; еще не до конца решенная проблема «трихомицетов» (ср. с. 203) заставляет ожидать новых данных, и наконец, желательно более точно определить «хитин- β -глюкановый» тип строения (табл. 12, V). Так, информация, собранная о внешних слоях клеточной стенки *Candida albicans*, интерпретируется следующим образом: пептид с преобладанием определенных аминокислотных остатков (аспа-

Таблица. 12. Типы клеточной стенки и их распространение у грибов ¹

Тип (главные компоненты) ¹	Дополнительные важные мономеры	Таксоны
Целлюлоза-β-глюкан (II) Целлюлоза-хитин (III) Хитин-хитозан (IV)	Фукоза, глюкозамин, глюкуроновая кислота	Оомицеты Гифохитриомицеты Mucorales (зигомицеты)
Хитин-β-глюкан (V)		Хитридиомицеты, Entomophthorales (зигомицеты) Аскомицеты
Маннан-β-глюкан (VI) Хитин-маннан (VII)	Галактоза, галактозамин Фукоза, ксилоза Фукоза	Базидиомицеты Эндомицеты Sporobolomycetaceae

¹ Отчасти по Bartnicki-Garcia (1968): римские цифры — условные обозначения типов; кроме того, известны стенки из целлюлозы и гликогена (I) у акразиомицетов и из полигалактозамина и галактана (VIII) у трихомицетов. Дополнено по von Arx, Weijman.

рагина и др.) несет в местах разветвлений по два β-связанных N-ацетилглюкозаминных остатка, а на них — ветвящиеся глюкан-маннанные цепи (глюкоманнаны, см. с. 85, и как их часть — «дрожжевой глюкан», табл. 11). Концы основных и боковых цепей или же комплексы соседних с ними структур представляют собой антигены клеточной стенки дрожжей и дрожжевидных грибов. По-видимому, несмотря на значительную изменчивость других признаков стенки, они достаточно постоянны и могут служить как для определения видов, так и для моделирования (например, на основе свойств «глюкоманнанпротеида») дальнейших деталей ее строения. Особый случай — неоднократно подтвержденное присутствие целлюлозы наряду с хитином у *Ophiostoma* из Ascomycetes (ср. с. 237).

Клеточная стенка синтезируется из «активированных» мономеров, чаще всего — уридиндифосфатов (например, УДФ-глюкозы, УДФ-ацетилглюкозамина, УДФ-галактозы), реже — гуанозиндифосфатов (вероятно, только ГДФ-маннозы). Они либо прикрепляются с помощью мембранных ферментов к концам уже имеющихся полисахаридных цепей (возможно, это относится только к стабилизирующим «наполнителям» клеточной стенки), либо образуют в цитоплазме поступающие в эндоплазматический ретикулум активированные олигомеры, которые упаковываются там вместе с ферментами (например, хитинсинтетазой) в пузырьки, проходящие через плазмалемму к участкам синтеза в клеточной стенке (это считается преимущественным способом сборки структурных полисахаридов).

Хитинсинтетаза ингибируется, например, полиоксинами и никкомицинами (рис. 56, Ж, с. 97) — небактерицидными антибиотиками из бактерий семейства Streptomycetaceae. Они действуют также на насекомых, но полиоксины применяются прежде всего для защиты растений от патогенных грибов. Специфичность этих антибиотиков в отношении клеточной стенки грибов проявляется, например, в том, что при соответствующей осмотической защите их клетки переносят обработку летальными в прочих условиях концентрациями полиоксинов.

Благодаря компартментации пространства в протопластах могут одновременно протекать противоположные по направленности процессы типа синтеза и разложения белков; отчасти это обеспечивается наличием элементарных мембран (ср. с. 42 и далее). Плазмалемма регулирует проницаемость клетки и в значительной степени определяет морфологию ее стенки.

Мембраны содержат много липидов. Среди них фосфолипиды (например, лецитин, рис. 52) своими амфолитическими свойствами определяют сам принцип строения элементарной мембраны. На границе раздела между водой и органическим растворителем, т.е. между полярной и неполярной фазами, они образуют мономолекулярные слои, в которых отдельные молекулы располагаются параллельно друг другу своими продольными осями перпендикулярно слою. В водной среде цитоплазмы фосфолипиды образуют вместе с цереброзидами, сульфополипидами и другими сходными соединениями двойные ламеллы, в которых липофильные участки молекул обоих слоев примыкают друг к другу, а гидрофильные (например, холинфосфатные боковые цепи лецитина) направлены наружу. Состоянием мембраны определяются локализация и реакции связанных с ней ферментов типа АТФазы или фосфолипазы, включенных в нее жиров и жироподобных веществ.

Возможно, поэтому она представляет собой особенно чувствительную мишень для разнообразных ингибиторов. Многочисленные антибиотики, фунгициды и дезинфицирующие средства, действуя на нее, вызывают далеко идущие последствия. *Аспохалазин В* (аспостерол) и, возможно, другие цитохалазаны, по-видимому, стимулируют фосфолипазу А, образующую избыток ядовитых лизофосфоглицеридов и жирных окислителей, а те приводят к функциональной некомпетентности мембран (у эвкариот) и их лизису (у некоторых бактерий); эти повреждения специфично предупреждаются α -токоферолом. Полиеновыми антибиотиками (например, *амфотерицину В*, рис. 56, 3, с. 98) нужны в качестве акцепторов определенные стероиды мембраны; в результате нарушается ее проницаемость, и клетка теряет жизненно необходимые вещества; стероиды входят в состав мембран практически всех эвкариот, но не бактерий, что объясняет невосприимчивость последних к полиенам (ср. *Oomycetes*, с. 170). Клотримазол и кетоконазол (см. рис. 56, К, Л, с. 98) ингибируют биосинтез эргостерина и нарушают таким образом функционирование мембран.

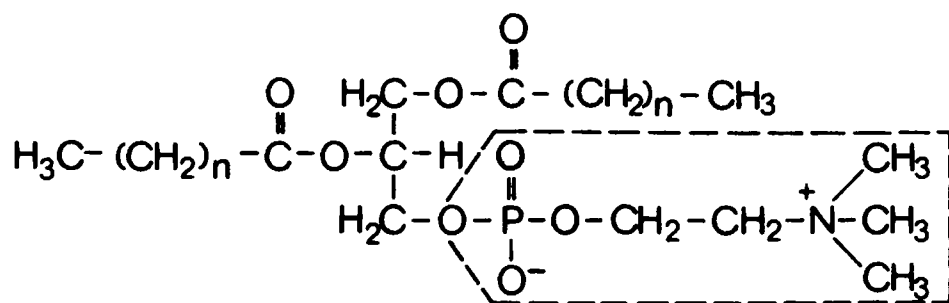


Рис. 52. Лецитин. Пунктиром выделена гидрофильная холинфосфатная боковая цепь

Превращения питательных веществ

Внутри своих клеток все организмы синтезируют и разлагают макромолекулы, используя для этого сходный набор гомологичных ферментов. Грибы и некоторые другие группы потребляют, кроме того, почти все встречающиеся в природе органические соединения, включая сложные и нерастворимые субстраты, с помощью экзоферментов; растворимые продукты разложения поглощаются их клетками и претерпевают в них дальнейшие превращения (ср. рис. 53).

По наличию способности к активации и другим условиям функционирования различных ферментов можно различить некоторые крупные и мелкие таксоны грибов.

Белки. К экзогенному **расщеплению белков** способны очень многие грибы. Выделяют три основных типа протеолитических ферментов. *Эндопептидазы* разрушают пептидные связи внутри белковых цепочек; чаще всего — между вполне определенными аминокислотными остатками; *экзопептидазы*, наоборот, действуют только на концы цепочек, в том числе *карбоксипептидазы* — на карбоксильные, а *аминопептидазы* — на аминные. У фагоцитирующих плазмодиев миксомицетов (см. с. 162)

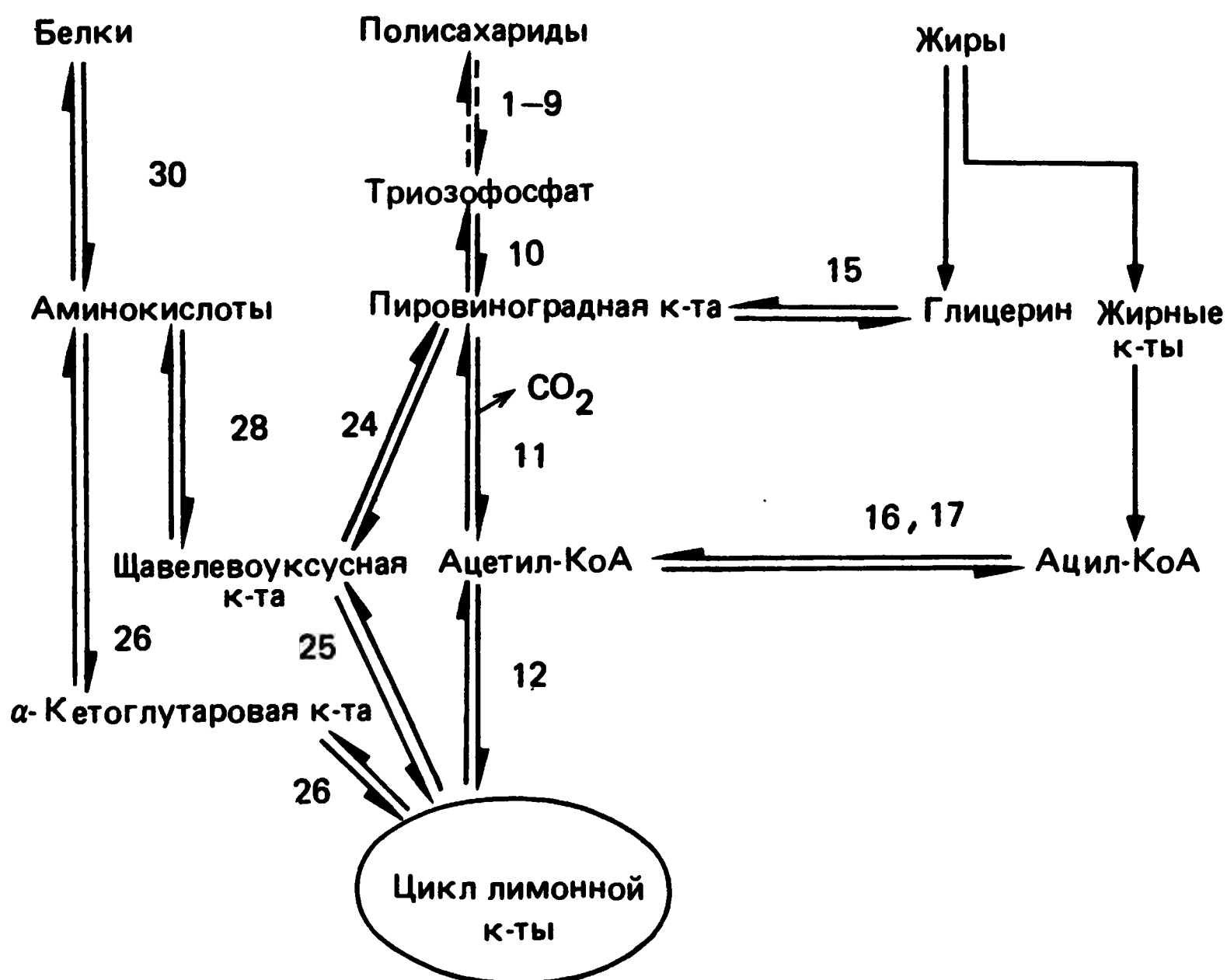


Рис. 53. Схема разложения важнейших компонентов питания (цифры соответствуют приведенным на рис. 54)

и аналогичных им клеток переваривание поглощенных частиц начинается во внутриклеточных пищеварительных вакуолях. При классификации протеаз учитывают оптимальные значения pH и температуры, кофакторы, субстратную специфичность и как тончайший критерий — последовательность их аминокислотных остатков.

Некоторые протеазы грибов производятся промышленным путем и используются, например, в текстильной промышленности.

Дерматофиты (*Onygenales*, *Ascomycetes*; *Moniliales*, *Deuteromycetes*, ср. с. 236 и 222) разлагают такие трудноусвояемые белки, как кератины кожи, волос, ногтей, когтей, перьев и т. д. В других группах грибов также встречаются специализированные на разложении определенных белков виды. Значение этого процесса явствует, между прочим, из того, что многие виды грибов утратили способность синтезировать некоторые аминокислоты, но, несмотря на это, продолжают существовать. Потребность в аминокислотах, относительно которых они «ауксотрофны», удовлетворяется путем поглощения их из среды (как продуктов сапротрофного разложения белков, образования прототрофными компонентами биоценоза, партнерами по симбиозу или хозяевами паразитов).

Полисахариды также используются в качестве питательных веществ очень многими грибами. Три типа разлагающих целлюлозу ферментов (ср. с. 81) действуют синергично: вместе и одновременно они преобразуют в 30 раз больше субстрата, чем по очереди. Это преимущество проявляется и в природе. Лигноцеллюлозы — химически наиболее устойчивые полисахариды, однако и их грибы разрушают активнее, чем прочие организмы (ср. с. 81). Широко распространенные ферменты грибов гидролизуют крахмал, пектины и гемицеллюлозы, так что в целом им доступны все природные органические макромолекулы. Это их свойство важно с точки зрения повреждения материалов и в промышленных процессах (ср. с. 130 и далее).

Липиды. Разложение жиров начинается липазами, расщепляющими их на глицерин и жирные кислоты. Оба эти продукта включаются в дальнейший обмен веществ (ср. рис. 53). В естественных условиях потребляемые грибами жиры чаще всего представлены тонкими включениями в водных растворах других питательных веществ (эмульсиями типа молока, вакуолями в цитоплазме растительных клеток и т. д.). Накапливаемые в их клетках запасные жиры относятся к немногим типам (частые в них жирные кислоты: пальмитиновая — C16, стеариновая — C18, олеиновая — C18 с одной ненасыщенной связью), на утилизацию которых грибы ориентированы в первую очередь. Однако виды-специалисты способны использовать экзогенные жирные кислоты с большим и меньшим числом углеродных атомов. При этом, как и при эндогенном обмене веществ, двууглеродные фрагменты переносятся на кофермент А (β-окисление).

У большинства расщепляющих жиры грибных ферментов оптимум действия приходится на щелочную область (как и у липаз человека), но некоторые из них более активны в нейтральной или (как исключение) в кислой среде.

С промышленной точки зрения микробное разложение жиров не

играет особой роли. Однако опыт сбраживания углеводов позволяет найти решение ожидаемых в связи с этим технических проблем (эмульгирование, сильная аэрация, осаждение пены).

Превращения низкомолекулярных веществ в ходе первичного метаболизма

Углеводный обмен

Важнейшая, быстрее всего усвояемая пища грибов состоит из моносахаридов и других низкомолекулярных водорастворимых соединений углерода, которые могут непосредственно поглощаться протопластом. Почти все организмы ассимилируют простые сахара и аналогичные им молекулы одинаково (рис. 54), однако грибы, конкурируя за эти питательные вещества, обладают некоторыми существенными преимуществами. Зачатки «сахарных грибов» присутствуют практически повсюду. Как только какой-либо живой или мертвый органический субстрат основательно увлажняется, возникает водный раствор, содержащий по крайней

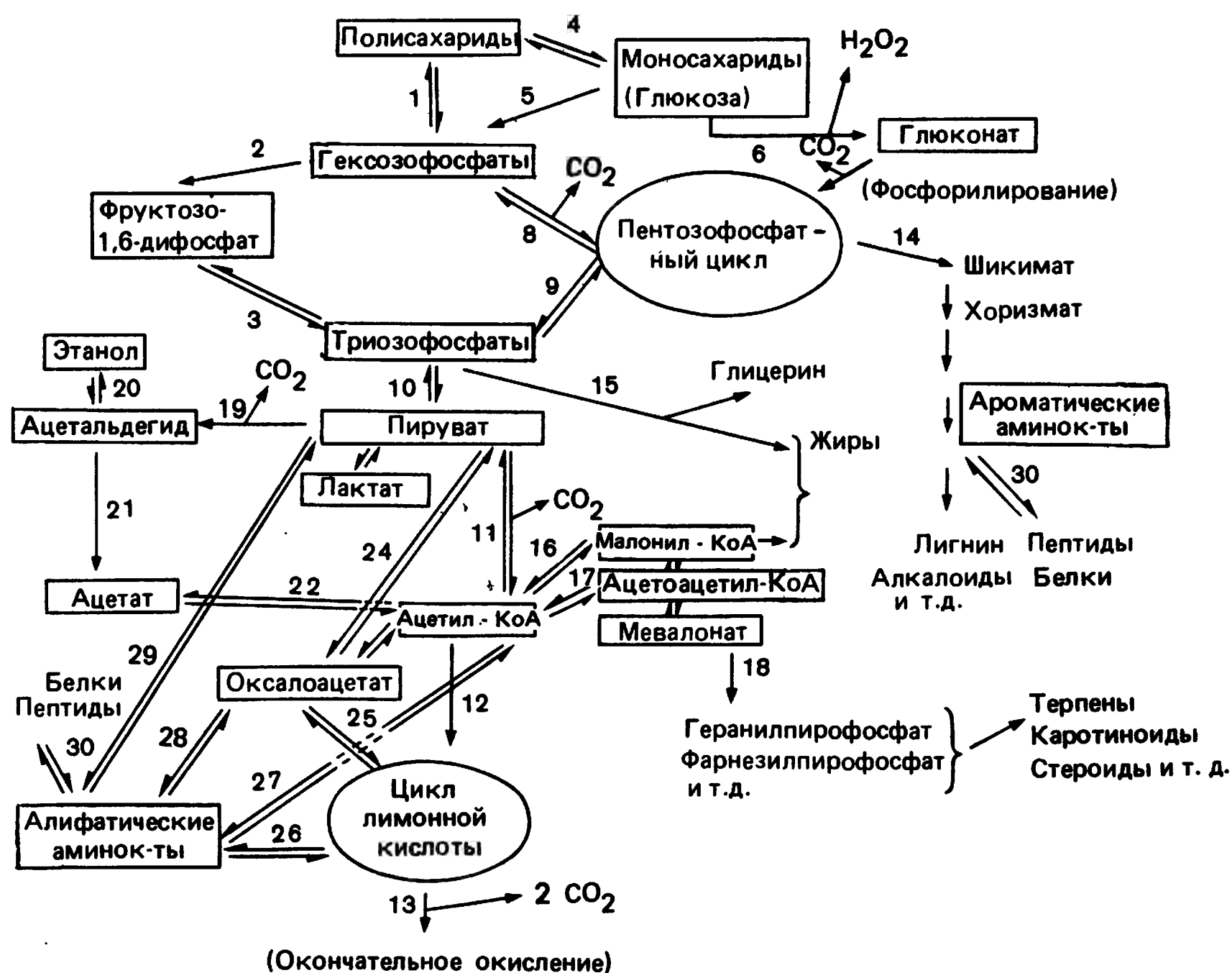


Рис. 54. Упрощенная схема углеводного обмена (ср. рис. 53 и 58)

мере следы питательных веществ. Тотчас же там развиваются талломы «подходящих» грибов, быстро образуются их новые вегетативные единицы, и стремительно размножающаяся популяция полностью берет на себя использование данного источника пищи. За подобные субстраты с грибами конкурируют бактерии; получит ли преимущество кто-то из них или они будут сосуществовать относительно «равноправно», зависит от обстоятельств, и общего правила вывести здесь невозможно.

В отсутствие источников азота некоторые грибы окисляют глюкозу до глюконовой кислоты. При этом рН падает ниже 2,0, и обычные бактерии уже не могут размножаться, однако сами грибы при последующем поступлении азота способны утилизировать глюконовую кислоту. И все же примеров, объясняющих превосходство грибов над бактериями особенностями первичного обмена веществ, немного. Что касается превращений низкомолекулярных органических соединений, для грибов специфичны определенные пути разложения сахаров, работа некоторых цитохромов и синтез полиолов (ср. табл. 9, с. 78 и табл. 13, с. 94).

Разложение сахаров. В клетку часто проникают моносахариды — продукты внеклеточного разложения полисахаридов (рис. 54, 1 или 4); ди- и олигосахариды также поглощаются из окружающей среды и включаются в метаболизм. Необходимые для этого ферменты либо широко распространены (мальтаза, сахараза и т. д.), либо обнаружены у более или менее многих представителей грибов (например, рафиноза утилизируется некоторыми дрожжами — см. Lodder, 1970; Barnett et al., 1979).

Наиболее обычный источник углерода — глюкоза. Полное разложение одного ее моля дает 675 ккал энергии. Другие гексозы (глюкоза — не обязательно) включаются в универсальный процесс разложения только после фосфорилирования (рис. 54); этим же путем идут продукты расщепления внеклеточных полисахаридов, запасных и входящих в состав клеточной стенки макромолекул (ср. рис. 53, рис. 54, 1, 4, 5).

Первая реакция разложения гексоз протекает с использованием энергии по общей формуле:



При этом с участием фермента гексокиназы из глюкозы, фруктозы и маннита возникают соответствующие гексозо-6-фосфаты (рис. 54, 1), а из галактозы под действием галактокиназы — галактозо-1-фосфат, который затем изомеризуется. Разложение сахаров протекает в грибной клетке следующими основными путями (ср. табл. 13, с. 94).

Фруктозодифосфатный путь (ФДФ, гликолиз, путь Эмбдена — Мейергофа — Парнаса; рис. 54, 2, 3, 10—12) может вести к полному окислению (рис. 54, 13), неполностью окисленным конечным продуктам (например, рис. 54, 19, 20) или ответвляться в сторону образования сырья для биосинтеза (например, рис. 54, 16—18, 26—30).

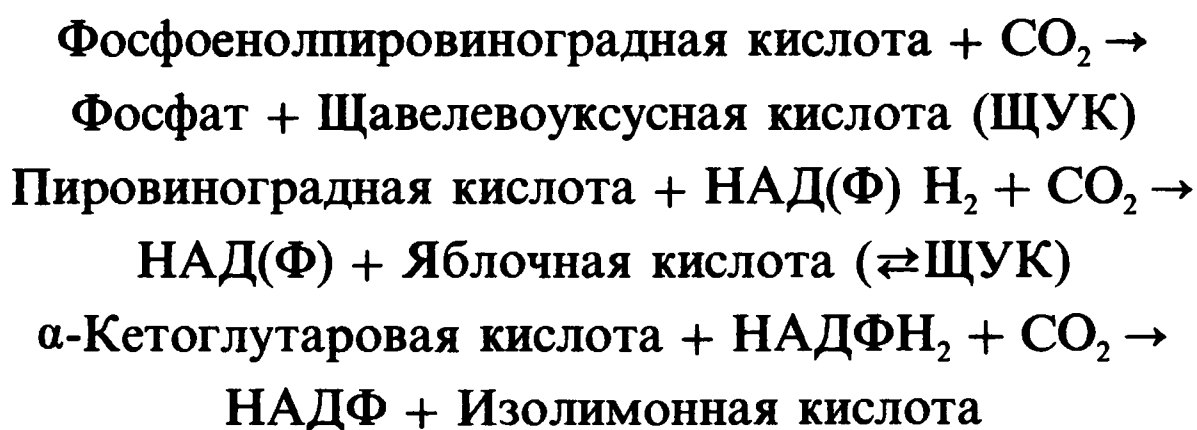
Пентозофосфатный путь (ПФ, рис. 54, 8) либо поставляет промежуточные продукты для последующего биосинтеза (рис. 54, 14), в том числе нуклеотидов, либо продолжается по типу ФДФ (рис. 54, 9—10 и т. д.).

При разложении через 2-кетоглюконо-3-дезоксиглюконовую кислоту¹ (КДФГ, путь Энтнера—Дудорова = ЭД) продукты расщепления КДФГ, образующейся путем дегидратации 6-фосфоглюконовой кислоты (глицеральдегидфосфат, пировиноградная кислота; рис. 54, 9—10), быстро и непосредственно попадают в систему гликолиза (рис. 54, 11).

С помощью глюкооксидазы (ГО) некоторые виды *Aspergillus* и *Penicillium* окисляют непосредственно глюкозу до глюконовой кислоты (рис. 54, 6), которая выделяется в среду или включается в ПФ (рис. 54, 7); возникающая при этом ядовитая для всех организмов перекись водорода ферментативно разрушается.

В глиоксилатном цикле (ГЦ) — побочном пути цикла лимонной кислоты (ЦЛК)¹ (рис. 54, 12, 13, 25, 26) — изолимонная кислота, возникающая из ацетил-кофермента А и щавелевоуксусной кислоты, превращается в янтарную и глиоксиловую кислоты; последняя, реагируя с ацетил-коферментом А, дает яблочную кислоту, позволяющую продолжаться ЦЛК. Недостаток субстрата для ЦЛК может возникать, например, из-за расходования α-кетоглутаровой кислоты для синтеза аминокислот (рис. 54, 26); тогда глиоксилатный путь заменяет отсутствующие промежуточные звенья (реакции пополнения, анаплеротические последовательности). Глюкоза и продукты ее разложения (рис. 54, 10—12) стимулируют нормальное протекание ЦЛК и подавляют ГЦ, который может активироваться присутствием в среде ацетата или глицина.

Фиксация двуокиси углерода. Включение атома углерода в промежуточное соединение углеводного обмена может происходить в разных его точках. Для грибов, по-видимому, важны следующие реакции:



Эти реакции обращают вспять в норме разлагающий и окисляющий молекулы ЦЛК, давая преимущество биосинтетическим путям обмена веществ. В качестве пускового механизма, кроме CO₂, могут выступать различные органические кислоты.

Спиртовое брожение. Разложение сахаров до этилового спирта (рис. 54, 19, 20), важнейший в хозяйственном плане из известных процессов

¹ Сейчас вместо названий кислот в биохимии принято использовать названия солей: фосфоглюконат, пируват (вместо пировиноградной кислоты), оксалоацет (вместо щавелевоуксусной), цитрат (вместо лимонной) и т. д. — Прим. ред.

брожения (приготовление пива, вина и т. д.; см. с. 133), осуществляется не только дрожжами, но и многими другими организмами. Кроме того, даже такой типичный представитель дрожжей, как *Saccharomyces cerevisiae*, при высоком парциальном давлении O_2 (аэрации) в ходе дыхания окисляет субстрат до CO_2 (рис. 54, 11—13); выход энергии при этом соответствует 38 высокоэнергетическим фосфатным связям (образованию АТФ из АДФ) на молекулу глюкозы и ведет при достаточном обеспечении другими питательными веществами (например, NH_4^+) к биосинтезу (росту, размножению клеток). В анаэробных же условиях популяция дрожжей практически не размножается, поскольку на молекулу моносахарида образуются только две высокоэнергетические связи. Так как субстрат в аэробных условиях используется почти в двадцать раз эффективнее, аэрация осуществляющей брожение культуры относительно снижает утилизацию ей глюкозы (эффект Пастера). Это объясняют двумя действующими в одном направлении механизмами регуляции. АТФ, поставляемый дыхательной цепью, ингибирует фосфофруктокиназу (рис. 54, 2), пируваткиназу и цитратсинтетазу, подавляя в результате реакции 11, 12 (рис. 54) и активируя окислительное фосфорилирование (рис. 54, 6, 7). Недостаток относительно бедных энергией фосфатов (АДФ, АМФ, неорганического фосфата = P_i) в условиях конкуренции между ферментами обеспечивает приоритет перед субстратным фосфорилированием (брожением с более интенсивным потреблением глюкозы) фосфорилирования в дыхательной цепи (более эффективного использования субстрата). Это означает при высоком содержании АТФ избыток энергии в клетке, подавление фосфофруктокиназы и активацию ПФ-пути, и напротив, при обилии P_i , АМФ и АДФ — недостаток энергии, активацию гексокиназы, фосфофруктокиназы, триозофосфатдегидрогеназы и блокаду окислительного фосфорилирования (ПФ-пути).

Полное окисление. С помощью дыхательных ферментов процесс соединения водорода с кислородом, дающий энергию почти всем организмам, подразделяется на мелкие этапы с незначительными различиями в энергосодержании исходных веществ и продуктов («биологический взрыв гремучего газа»). В ходе этих отдельных реакций, в частности, регенерируется АТФ. Ферментные системы различных организмов, несмотря на существенные общие черты, неодинаковы. Так, у оомицетов отсутствует цитохром C_1 , свойственный грибам и растениям, а у одного из представителей рода *Aspergillus* отмечен цитохром, не отравляемый цианидом (аналогичный В-цитохрому растений).

Доступность и использование различных путей разложения углеводов. То, какой путь задействован, зависит от организма, среды и состояния клетки, например от активности ее ферментов (табл. 13). Для определения этого количественно оценивают превращения субстрата соответствующими ключевыми ферментами.

Полиолы. Многоатомные спирты (полиолы), например маннит, ритбит, глицерин, — результат окисления глюкозо-6-фосфата или соответ-

Таблица 13. Распространение и использование путей разложения соединений углерода

Таксоны	Процентная доля в обмене веществ (ср. с. 91—92)			
	ФДФ	ПФ ¹	КДФГ	ГО
Широко распространенные грибы при обычных условиях	40—90	10—60	—	—
Дрожжи, осуществляющие брожение, круглые дрожжи из Mucorales и др.	100	—	—	—
Базидиомицет <i>Tilletia caries</i> (твердая головня), гифы ¹	66	34		
Споридии <i>T. caries</i>	—	—	100	—
<i>Caldariomyces fumago</i> (дейтеромицет)	—	35	65	
<i>Aspergillus niger</i> (дейтеромицет), уже образовавшиеся мицелиальные пленки при недостатке азота, рН 2,0				

¹ Другие примеры анаэробноз (не облигатного у грибов): оомицет *Aqualinderella fermentas* (Leptomitales), *Neocalimastix frontalis* и другие грибы рубца жвачных (протисты с точно не установленным систематическим положением), некоторые виды *Fusarium* (Hyphomycetes, Fungi imperfecti)

ствующих предшественников, конкурентного глюконеогенезу, спиртовому брожению или полному окислению в ЦЛК (как альтернативам комплексам реакций 8, 9 и 14 на рис. 54), а также синтезу макромолекул или другим реакциям с использованием АТФ и восстановлением НАДФ. Возможно, полиолы вместе с трегалозой служат у грибов формой транспорта углерода в гифах; они способны регулировать восстановительную силу, энергоснабжение, осмотические условия, содержание запасных веществ и рост (Pfyffer G. E., Rast D. M: Experim. Mycol. 4, 1980, 160—170). Некоторые авторы считают состав полиолов у грибов важным таксономическим признаком: у хитридиомицетов, аскомицетов, базидиомицетов и дейтеромицетов преобладает маннит, у зигомицетов его нет или же он не относится к главным компонентам; в целом у грибоподобных протистов (см. рис. 2, с. 13) полиолов меньше, чем у настоящих грибов. Наряду с такими наиболее частыми многоатомными спиртами, как глицерин (почти у всех) и маннит (у всех грибов, кроме ряда зигомицетов), обнаружены также эритрит, рибит и арабит, известные и у водорослей. Концентрация рибита у Mucorales (Zygomycetes) зависит от питания (рост при потреблении рибозы). Арабит в крови человека указывает на грибную инфекцию (например, поражение *Candida albicans*); у здоровых людей он отсутствует. Здесь также выделяются оомицеты, у которых не обнаружено никаких полиолов; некоторые другие группы низших грибов (грибоподобных протистов) до сих пор изучены в этом плане недостаточно.

Аминокислотный обмен

Грибы и растения синтезируют аминокислоты из простых соединений углерода и азота (рис. 54, 14, 27, 28). В противоположность человеку, нуждающемуся в потреблении восьми так называемых незаменимых аминокислот с пищей (т.е. он в отношении них ауксотрофен), грибы в этом плане, как правило, прототрофны (однако см., например, табл. 22, с. 172). Аминокислоты используются для синтеза белков, витаминов (например, пантотеновой кислоты), нуклеотидов и алкалоидов, получения других

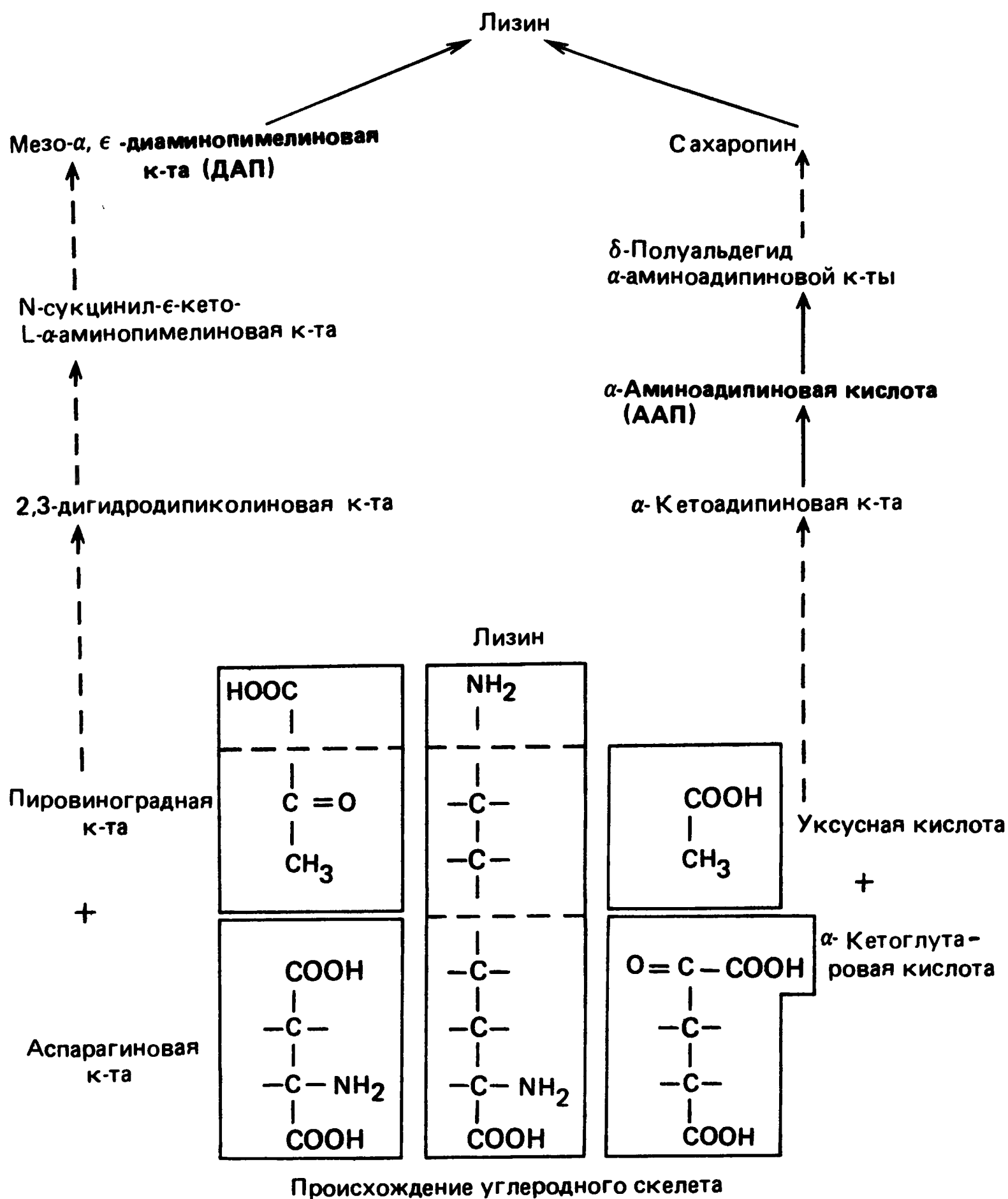


Рис. 55. Два пути биосинтеза лизина (упрощенная схема; по Meister)

аминокислот (путем трансаминирования) и энергии (разлагаясь, подобно углеводам или жирам), а при определенных обстоятельствах выделяются в среду. Синтез двух аминокислот у грибов имеет свои особенности.

Лизин. Из известных возможностей биосинтеза лизина каждый организм выбирает лишь одну (рис. 55; названия таксонов см. рис. 1, с. 12 и рис. 2, с. 12):

ДАП-путь (из аспартата и пирувата через диаминопимелиновую кислоту): оомицеты, гифохитриомицеты; зеленые водоросли, папоротники и цветковые растения, бактерии;

ААП-путь (из ацетилкофермента А и α -кетоглутаровой кислоты через аминокноадипиновую кислоту): хитридиомицеты, зигомицеты, Ascomycota, Basidiomycota, дейтеромицеты; Euglenophyta.

Триптофан. При многоэтапном биосинтезе триптофана отдельные ферменты у разных организмов сочетаются неодинаково, что напоминает мультиферментные комплексы с характерными особенностями седиментации *in vitro* (Hütter R., De Moss J. A.: J. Bacteriol. 94, 1967, 1896—1907; Henke H. Untersuchungen an Tryptophan-Biosynthese-Enzymen aus *Coprinus* und anderen Basidiomyceten, Diss., ETH Zürich 1972). Ниже арабскими цифрами с буквами обозначены такие комплексы, выделенные Хенке, а римскими цифрами — Хюттером и Де Моссом.

I (1a): миксомицеты, хитридиомицеты, аскомицеты (один раз среди Aphyllophorales из базидиомицетов);

(1c): базидиомицеты — Agaricales;

II: эндомицеты;

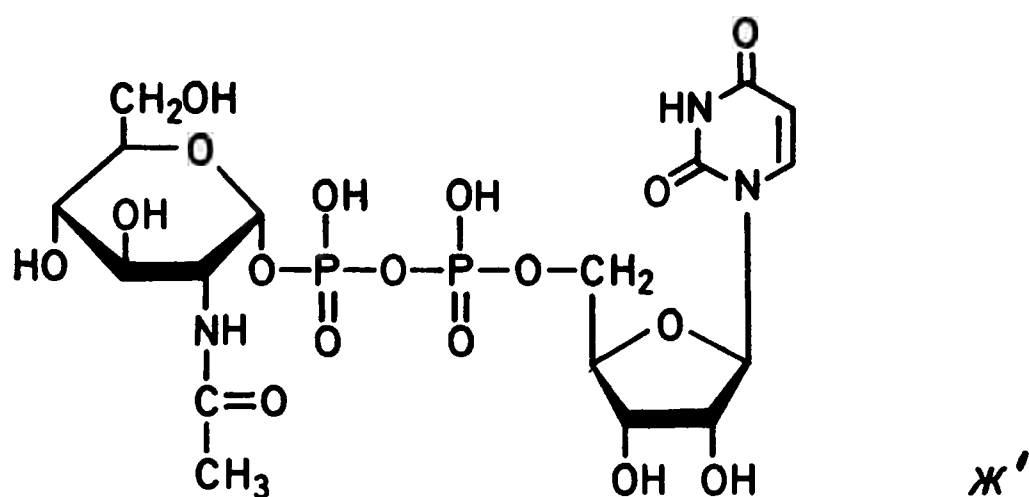
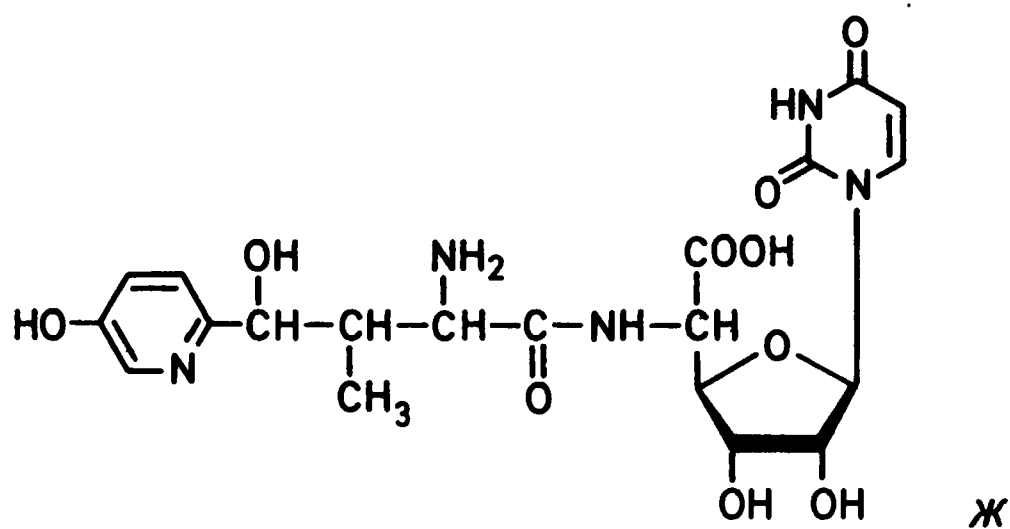
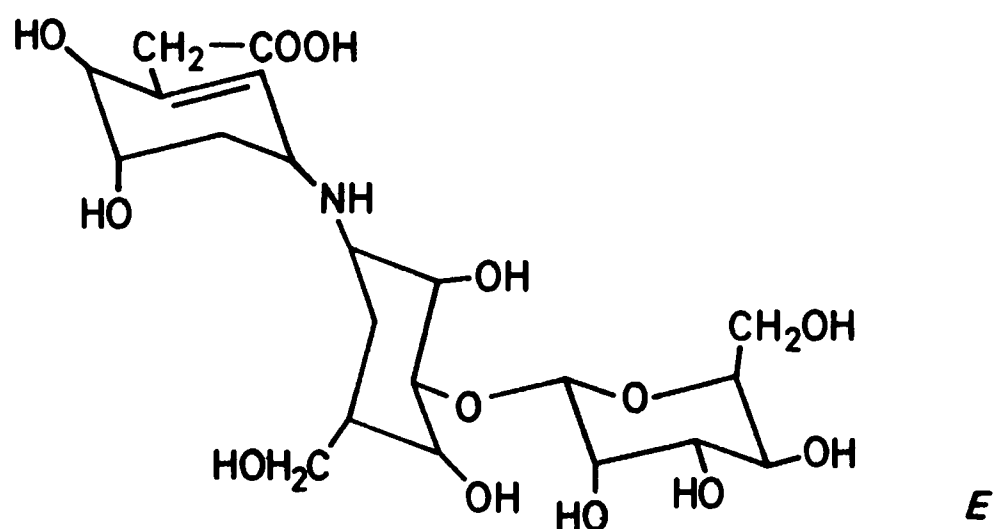
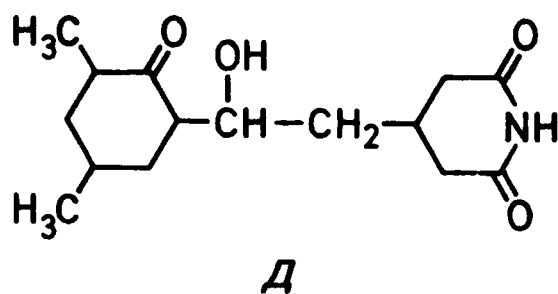
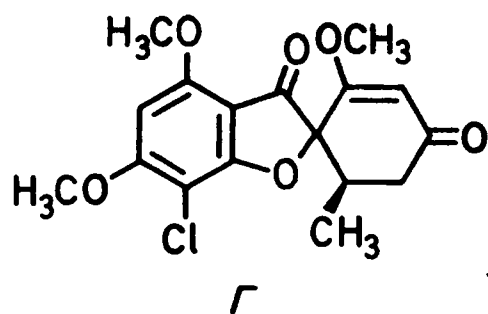
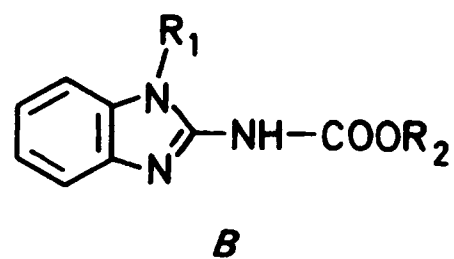
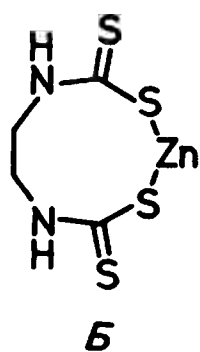
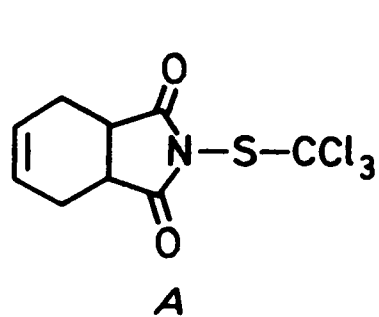
III (1b): зигомицеты, устомицеты, среди базидиомицетов — Aphyllophorales, Tremellales, Auriculariales (по одному представителю Agaricales и Nidulariales);

IV: оомицеты;

V: бактерии.

Ростовые вещества и микроэлементы

Вещества, о которых пойдет здесь речь, необходимы организмам, но используются в очень низких концентрациях. Потребность в них составляет считанные микро- или миллиграммы на килограмм массы или на литр питательного раствора, тогда как собственно питательных веществ и компонентов, определяющих физические свойства среды (рН, гН или ионную силу), чаще всего нужно на три — шесть порядков больше. В природе, в обычных лабораторных исследованиях, а также при промышленном брожении грибы получают достаточные количества ростовых веществ и микроэлементов из природных или сложных составляющих среды. При использовании строго определенных, синтетических или особо чистых питательных субстратов рост и некоторые функции могут ограничиваться недостатком этих веществ. Потребность в том или ином ростовом веществе или микроэлементе устанавливают не только с помощью опытов в культуре, но и анализируя условия, необходимые для разнообразных ферментативных превращений.



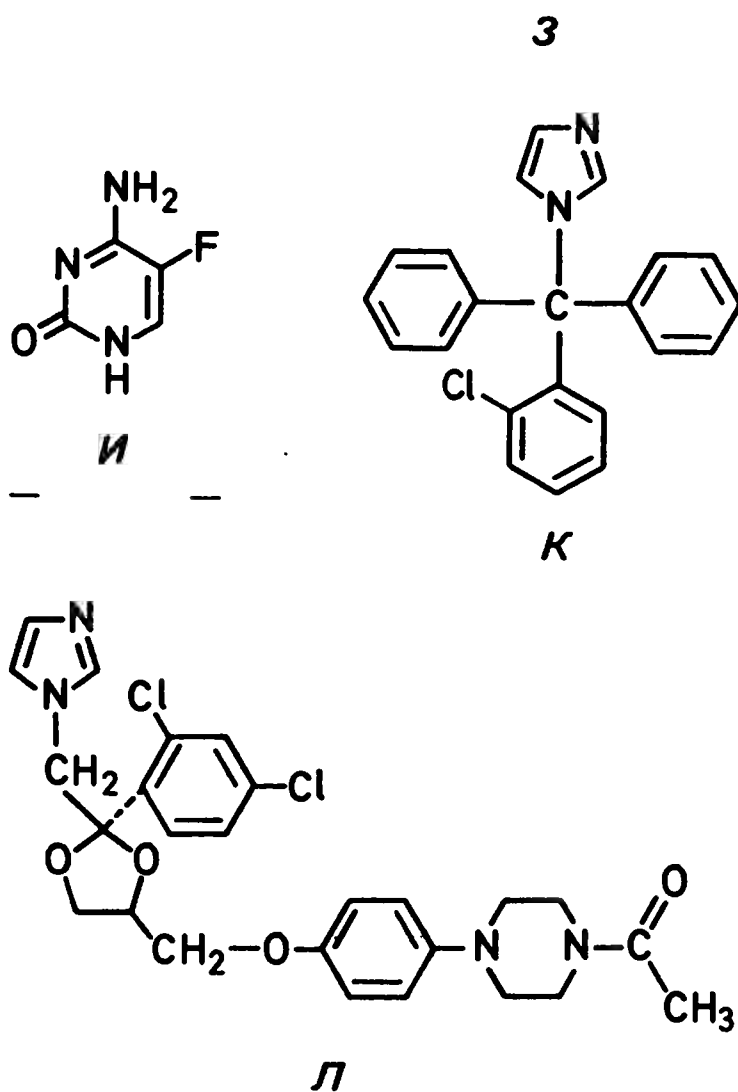
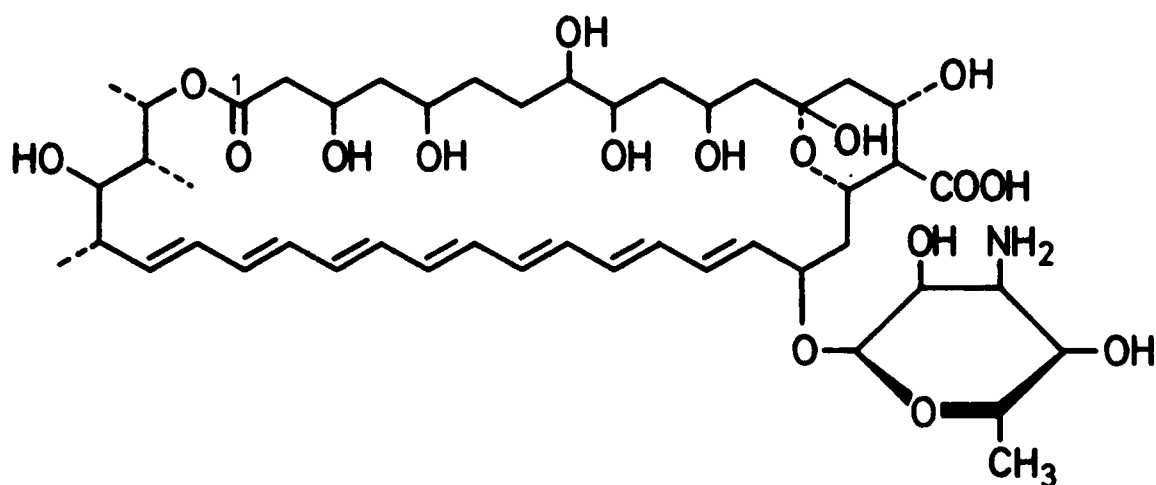


Рис. 56. Химические формулы фунгицидов. *А—В.* Синтетические вещества, используемые при защите растений. *Г—З* (кроме *Ж'*). Противогрибные антибиотики (*Г*—из *Penicillium*; *Д—З*—из *Streptomyces*). *И—Л.* Синтетические антимикотики. *А*—каптан; *Б*—цинеб; *В*— $R_1 = \text{CO-NH-C}_4\text{H}_9$, $R_2 = \text{H}$: беномил; $R_1 = \text{H}$, $R_2 = \text{CH}_3$: метилбензимидазол-2-ил-карбамат (МБК); *Г*—гризеофульвин (применяемый перорально только при дерматофитиях); *Д*—циклогексимид (Актидион; токсичен, практически применим только в лаборатории; обычно производится синтетически); *Е*—валидамицин А (японский фитосанитарный антибиотик); *Ж*—никкомицин *З* (испытывается его действие на грибы и насекомых); *Ж'*—структурный аналог *Ж* (для сравнения): УДФ-*N*-ацетилглюкозамин (компонент клеточной стенки грибов); *З*—амфотерицин В—полиеновый антибиотик гептаенового типа (несмотря на высокую токсичность, часто успешно применяется против глубоких микозов); *И*—5-фторцитозин (анкотил, чаще всего применяется в сочетании с *З*); *К*—клотримазол (для местного лечения микозов); *Л*—кетоконазол (применяемый перорально антибиотик системного действия; в продаже с 1981 г.)

Витамины известны своим значением для физиологии человека. Они не могут им синтезироваться и должны поступать с пищей. Их недостаток вызывает функциональные нарушения, а значительный и долгий дефицит выводит организм из строя, иногда проявляясь очень четкими симптомами (например, рахит при недостатке витамина D, нарушения роста и «куриная слепота» при отсутствии витамина A, плохое свертывание крови при пониженном содержании витамина K). Витамины — это коферменты, их составные части или предшественники. Поскольку в протопластах грибов протекают в принципе те же реакции, что и в клетках, скажем, млекопитающих, функции витаминов на молекулярном уровне здесь, как правило, идентичны выполняемым в обмене веществ высших организмов. Таким образом, потребность в витаминах считается присущей почти каждой клетке, а если их поступление в нее извне необязательно, предполагается ее способность синтезировать их самостоятельно (прототрофность). Это характерно для большинства растений и многих грибов, причем некоторые грибы важны как продуценты витаминов для других организмов. И все же не только человек и животные, но и значительное число грибов и даже их обширные группы нуждаются в поступлении определенных витаминов извне (ауксотрофность). Так, целые линии базидиомицетов ауксотрофны по тиамину, представители тех же или других линий — по одному или нескольким другим витаминам группы B (рибофлави́ну, ниаци́ну, пиридоксину, реже — пантотеновой или фолиевой кислотам) или биотину (витами́ну H). Очевидно, совершенно не важны для грибов жирорастворимые витамины, а также водорастворимый витамин C (аскорби́новая кислота), необходимый человеку в чрезвычайно больших количествах (примерно 75 мг ежедневно); у микроорганизмов его могут заменять различные восстанавливающие соединения.

В коферментах витамины часто соединены с фосфатами, например ниацинамид образует НАД или НАДФ, пиридоксин — пиридоксальфосфат, рибофлавин — флави́нмононуклеотид (ФМН) или флави́надени́ндинуклеотид (ФАД), тиамин — тиаминпирофосфат; в ферменте, карбоксилирующем ацетил-кофермент A, биотин непосредственно связан с белком.

Сидерамины — это соединения, переносящие железо (ср. рис. 57, D, E). Они выделяются в среду (преимущественно при недостатке железа) в форме не содержащих его молекул, там образуют комплексы с Fe^{3+} , а те могут поглощаться (часто — активно) клетками продуцирующих переносчики или других организмов; затем железо передается на соответствующие акцепторы (эффект накопления, обогащение против градиента). Сидерамины образуют, кроме бактерий (включая *Streptomyces*), некоторые хитридиомикеты, очень многие аскомицеты, *Basidiomycota* и дейтеромицеты; выход может достигать нескольких грамм на литр питательного раствора. У оомицетов и зигомицетов сидераминов не обнаружено. Большинство организмов поглощают железо другими путями (например, в виде цитрата), а некоторые используют транспортные со-

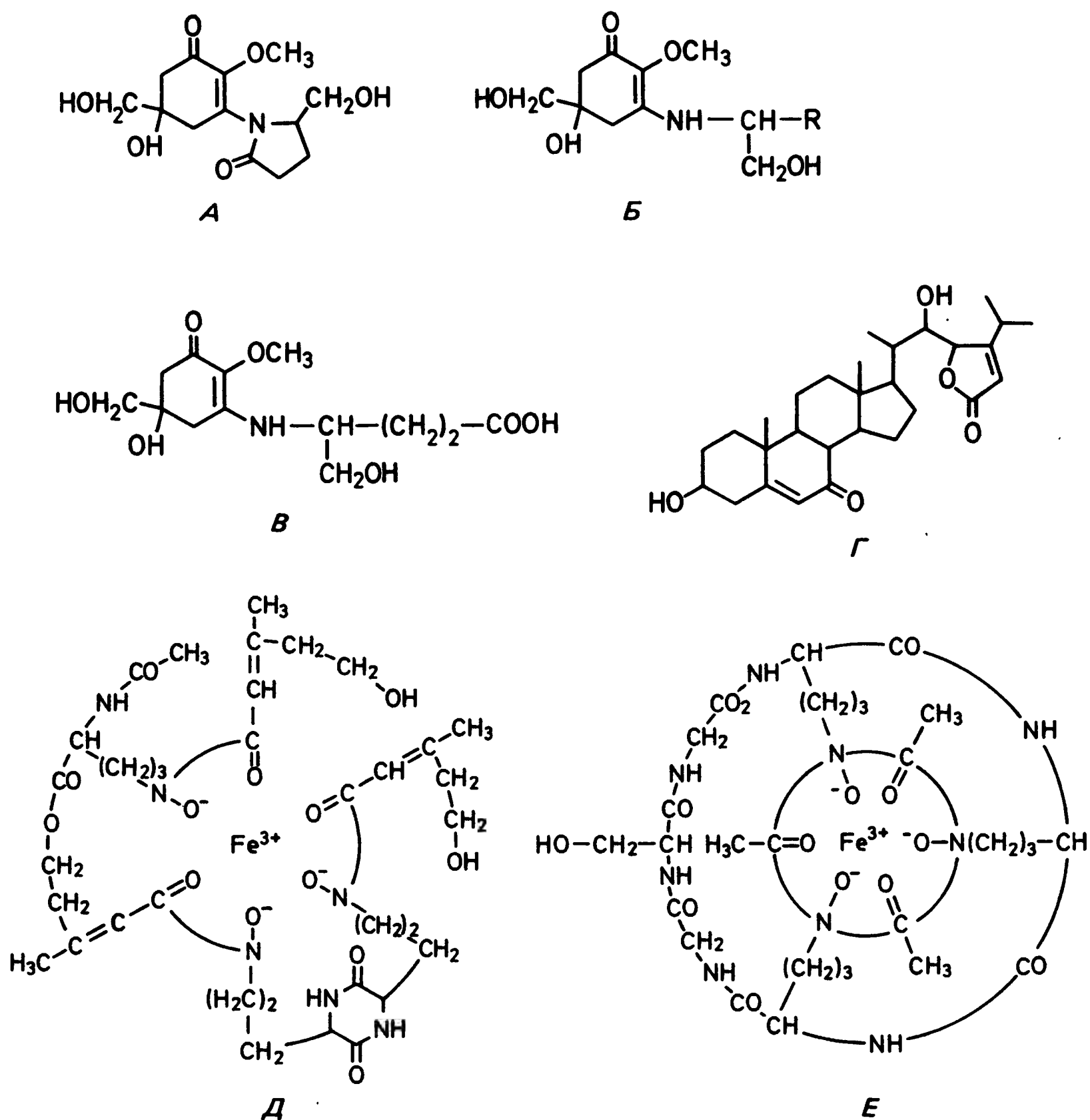


Рис. 57. Грибные метаболиты со стимулирующим действием на микроорганизмы. *A—B.* Микоспорины: *A* — циклическая форма микоспорина 2 (из дейтеромицета *Botrytis cinerea*); *B* — открытая форма микоспорина 2 как из телеоморфы, так и из анаморфы аскомицента *Gnomonia leptostyla* (Sphaeriales), а также из плодовых тел сморчка — аскомицета *Gnomonia leptostyla* (Sphaeriales), а также из плодовых тел сморчка — аскомицета *Morchella esculenta* (Pezizales); *B* — $R = CH_2OH$: микоспорин 1, $R = COOH$: микоспорин 3 (оба из базидиокарпа *Stereum hirsutum*); *Г* — антеридиол — половой гормон оомицета *Achlya* (Saprolegniales); *Д—Е* — сидерамины (соединения для транспорта железа): *Д* — копроген; *Е* — феррикроцин (*A—B*: по Arpin N., Bouillant M. L. Light and mycosporines in Turian, Hohe [ed.] 1981; *Д—Е*: по Deckmann H. in Laskin A. J., Lechevalier H. A. Handbook of microbiology, vol. III Microbial products, CRC Press, Cleveland, Ohio 1973, p. 449—457)

единения типа сидераминов, но сами неспособны их синтезировать (ауксотрофность по сидераминам, например, у зигомицета *Pilobolus kleinii* из *Mucorales*).

Микроэлементы. Грибы и все прочие организмы нуждаются в очень малых количествах некоторых неорганических компонентов питательной среды. Важнейшие из них — ионы тяжелых металлов. Как правило, достаточны концентрации порядка миллиграмма на литр или ниже (10^{-12} — 10^{-6}), однако магния и железа обычно требуется несколько больше. Недостаток микроэлементов ограничивает рост или активность, а высокие их концентрации часто токсичны. Относительно низки пороги токсичности для ртути и меди (а также для серы, не связанной в сульфат-ионах или аминокислотах), что используется в некоторых фунгицидных препаратах.

Ионы металлов либо прочно связаны в составе «металлоферментов» (например, медь и цинк — в металлопротеиновых ферментах без простетических групп, железо — в хелатных комплексах с порфирином и гемом, в металлфлавиновых группировках оксидаз и гидрогеназ), либо служат активаторами различных ферментативных превращений, например магний в ходе гликолиза (см. с. 090), марганец — в цикле лимонной кислоты. Хлорид стимулирует активность α -амилаз.

Ингибирование обменных процессов

Окружающая среда для грибной клетки — источник не только пищи, но и неблагоприятных воздействий. Недостаток и несбалансированность количеств кислорода, воды, питательных веществ, клеточные яды, неблагоприятные значения pH и температуры, как и многие другие факторы, быстро и непосредственно влияют на обмен веществ. Физиологические ограничения (постепенное высыхание, дефицит отдельных компонентов питания и т. д.), как правило, вызывают переход от первичного метаболизма к вторичному, т. е. обычно к образованию покоящихся и репродуктивных органов (переход от вегетативной к репродуктивной фазе, ср. с. 27). Обратимые «настоящие» повреждения при этом практически не отличаются от остановок роста или развития (фунгистаза). Лучше распознаются фунгицидные воздействия, однако даже летальная доза для клеток одной и той же грибной колонии неодинакова (покоящиеся, вегетативные стадии и т. д.).

Период покоя зачатков. То, что грибные споры прорастают только при особых обстоятельствах, указывает на особый случай естественного подавления обмена веществ. Покоящиеся зачатки иногда характеризуются непроницаемыми слоями клеточной стенки или труднодоступными запасными веществами, причем часто об их неактивном состоянии ничто более не свидетельствует, особенно если готовность к прорастанию наступает только через определенное время. Как правило, речь здесь идет о стадиях переживания неблагоприятных периодов (хламидоспорах, аскоспорах, склероциях и т. д.). У многих спор сапротрофных грибов для

прорастания достаточно возврата благоприятных условий, прежде всего увлажнения. В других случаях к прерыванию покоя зачатков приводят в эксперименте обработка пищеварительными ферментами, нагревание, холодовой шок, экстремально щелочные условия, определенные аминокислоты или другие мелкие молекулы (например, мочевины или ее производные). Все это указывает на существование соответствующих взаимосвязей в природе.

Подавление грибов вмешательством извне. Во многих областях человеческой деятельности рост грибов нежелателен. В повседневной жизни мы пытаемся лишить их условий существования, для чего, например, в жилых помещениях заботимся о хорошей вентиляции и гидроизоляции, поддерживающих стены в сухом состоянии. Неповрежденные, хранящиеся в сухом месте плоды, кожа, текстиль, пиломатериалы меньше поражаются грибами. На охлажденных пищевых продуктах грибы (и бактерии) развиваются значительно медленнее. Однако часто естественных профилактических мер бывает недостаточно.

При защите растений и сейчас еще применяют серу (элементарную или химически связанную), соединения ртути или меди (например, CuSO_4 вместе с CaCO_3 в бордоской жидкости). При этом используется большая чувствительность к этим веществам определенных грибов по сравнению с растениями-хозяевами и полезными животными. Сера нарушает обмен веществ, по-видимому, выступая в качестве «ложного акцептора электронов», но ряд грибов сильнее реагирует на ионы Cu^{2+} (основная проблема при этом — фитотоксичность) или соединения ртути (ядовитые также для многих животных). Дозы современных органических фунгицидов (ср. рис. 56, А — В) благодаря их высокой специфичности обычно низки, поэтому нежелательных последствий здесь меньше, однако идеального, универсально применимого и полностью нетоксичного фунгицида не существует. Так, беномил (ср. рис. 56, В; действующее вещество — МБК) специфично повреждает микротрубочки многих грибов во время ядерного деления, однако не действует на оомицеты (возбудителей ложной мучнистой росы и др.), зигомицеты и некоторые базидиомицеты. К гризеофульвину (рис. 56, Г) чувствительны при одновременной нечувствительности к циклогексимиду (рис. 56, Д) прежде всего дерматофиты (ср. табл. 19, с. 148). Узкий спектр действия препарата, чаще всего означающий также «сокращение побочных эффектов», требует точного определения соответствующего возбудителя. Специфичность валидамицина (ср. рис. 56, Е) и близкого к нему касугамицина (ср. с. 78) обусловлена ингибированием синтеза белка на уровне рибосом, тогда как никкомицин (ср. рис. 56, Ж) и сходные по строению полиоксины, наряду с касугамицином и валидамицином, давно применяемые в японском рисоводстве, подавляют биосинтез хитина. Жизнь многих пациентов с глубокими микозами (ср. табл. 19) удалось спасти с помощью антибиотика амфотерицина В (ср. рис. 56, З), несмотря на его высокую токсичность (действует на мембраны эвкариот). У более современных синтетических антимикотиков (напри-

мер, рис. 56, И—Л) побочных эффектов меньше: имидазольные производные (рис. 56, К, Л) нарушают у грибов биосинтез мембранных стероидов, а 5-фторцитозин — нуклеотидов.

Вторичный метаболизм

Вторичный обмен веществ как физиологический эквивалент репродуктивной фазы охватывает превращения, отражающие «индивидуальные» особенности грибного таксона. Если первичный метаболизм у всех грибов протекает примерно одинаково, а его основные продукты, как правило, неядовиты для других организмов и за отдельными исключениями не находят применения в медицине, ветеринарии и фитопатологии, вторичные метаболиты, специфичные для продуцирующих их штамма, вида, рода или (изредка) семейства, могут вызывать дифференцировку собственного таллома гриба (см. следующий раздел), подавлять его развитие (вплоть до гибели) или же влиять в основном не на него, а на другие организмы, как, например, антибиотики и микотоксины (см. с. 107 и далее).

Сырьем для синтетических процессов вторичного обмена веществ служат первичные метаболиты, однако конечные продукты получают особые (ср. рис. 58). Иногда при этом происходит переключение с гликолиза на пентозофосфатный путь или активация глиоксилатного цикла (хотя в обоих случаях могут образоваться и первичные метаболиты; ср. с. 91, 92). Так как наследственность клетки не изменяется, особую роль в такой перестройке, по-видимому, играют запас энергии (АТФ) и генная регуляция ферментов. Большое значение имеют также процессы транспорта: вещества и протоплазма попадают в воздушные гифы исключительно из субстратного мицелия; рост и морфогенез этих гиф (споруляция, образование плодовых тел, а у аскомицетов также питание всей дикариофазы; ср. с. 72) требуют подвода в них основных элементов питания (в случае первичного метаболизма они поглощаются из среды). Основу для понимания межклеточного транспорта у грибов дает изучение зигомицетов: к развивающимся спорангиям *Mucorales* движутся вещества от обширных областей субстратного мицелия, т. е. как в направлении роста гиф, так и в противоположном ему; у *Entomophthorales* протоплазму содержат только нарастающие молодые части гиф; из более старых участков она оттекает вперед и те отделяются от живого мицелия поперечными стенками («шаговый рост»). В гифах аскомицетов, дейтеромицетов и базидиомицетов, как правило, септированных также всегда происходит межклеточный транспорт протоплазмы и растворенных веществ.

Дифференцируются и талломы, омываемые питательной жидкостью. Гифы *Neurospora* после перенесения из ростовой среды в фосфатный буфер при аэрации образуют конидии; к сходному результату ведет замена гексоз ацетатом или аммония нитратом (относительно влияния температуры ср. «микроциклическое развитие», с. 49).

У *Neurospora africana* поочередное добавление аминокислот к твердой

основной среде вызывает четыре следующих друг за другом этапа половой дифференцировки: метионин (дифференцировки нет), триптофан (протоперитеции), аланин (перитеции), фенилаланин (сумки), изолейцин (аскоспоры). Почему развитие каждый раз идет до определенной стадии и останавливается, пока удовлетворительно не объяснено.

Некоторые примеры позволяют судить об этапах-мишенях и последующих реакциях обмена веществ. Повышенная концентрация CO_2 в клетке или добавка к среде бикарбоната активируют ферменты восстановительного карбоксилирования, обращая в результате цикл лимонной кислоты у *Blastocladiella* (ср. с. 92). Синтезируется изолимонная кислота, вследствие чего усиливается синтез аминокислот, белков, нуклеиновых кислот, цитохромов и т. д. и, наконец, образуются устойчивые спорангии. В табл. 14 представлены некоторые факторы, индуцирующие репродуктивное развитие (ср. Turian, 1969, 1977).

Таблица 14. Примеры веществ, запускающих морфогенез (у грибов)

Роды	Морфогенетическая реакция	реак-	Стимулирующие вещества или вещества	воздей-
<i>Blastocladiella</i> (хитридиомицеты)	Устойчивые спорангии		Бикарбонат	
<i>Allomyces</i> (хитридиомицеты)	Гаметангии		Кислород	
<i>Neurospora</i> (аскомицеты)	Макроконидии		Ацетат, глицин	
<i>Mucor</i> и др. Mucorales (зигомицеты)	Половая реакция		Триспоровая кислота (ср. рис. 65)	
<i>Achlya</i> и др. Saprolegniales (оомицеты)	Половая реакция		Антеридиол и др. стероиды	
<i>Alternaria</i> , <i>Fusarium</i> , <i>Trichoderma</i> (дейтеромицеты)	Образование конидий		Свет разной длины волны (синий, УФ и др.)	

Такие факторы эффективны только тогда, когда предварительно выполнен целый ряд условий. Так, предпосылкой образования аскоспор у некоторых дрожжей (например, *Saccharomyces*) служит полноценное питание во время вегетативной фазы. У *Neurospora* дифференцировке сопутствует разложение материала стенок и повышение проницаемости соответствующих клеток. Переход от первичного метаболизма к споруляции, индуцируемый химическими и физическими факторами, связан у *Aspergillus niger* с утратой высокой восстановительной способности (SH-группы) на концах вегетативных гиф, сочетающейся с гликолизом и спиртовым брожением, и образованием воздушного мицелия, обладающего в основном противоположными свойствами. В течение некоторого времени (до «точки необратимости») начавшееся развитие еще может смениться противоположным; так, иногда добавки питательных веществ, изменения рН или гН способствуют смене вторичного обмена веществ вегетативной фазой.

Вторичные метаболиты с морфогенетическим действием

Пути синтеза рассмотренных ниже веществ отчасти сходны с известными для антибиотиков (ср. рис. 58). Триспоровые кислоты обнаружены у многих *Mucorales* и, по-видимому, действуют также на других представителей этой группы. Широко распространены у грибов и микоспорины. Из-за недостаточной специфичности половые гормоны и микоспорины не совсем подходят под определение «вторичные метаболиты». Механизм их действия изучен еще слабо.

Половые гормоны. Половые реакции точно вызывают два вещества — антеридиол у оомицетов (см. рис. 57, Г) и триспоровая кислота у зигомицетов (ср. табл. 14); кроме того, сиренин у хитридиомицета *Allomyces* (*Blastocladales*) и циклический АМФ у акразиомицетов привлекают гаметы.

Микоспорины (ср. рис. 57, А — В) выделены с последующей идентификацией из репродуктивных органов различных грибов (75 штаммов зигомицетов, аскомицетов, дейтеромицетов, устомицетов и базидиомицетов), а также из единичных представителей водорослей, моллюсков и кишечнополостных. В искусственных культурах содержание микоспоринов у спорулирующих колоний данного таксона всегда выше, чем у вегетирующих (наблюдения были связаны прежде всего с индукцией споруляции светом). Действие микоспоринов состоит в резком изменении метаболизма стероидов: выросшие в темноте и не спорулирующие колонии аскомицета *Nectria galligena* (*Sphaeriales*), содержат их втрое больше, чем культуры, спорулирующие 13 дней в условиях чередования света и темноты; сходное низкое содержание стероидов обеспечивает добавка микоспоринов при идентичных в остальном условиях инкубации (в темноте). У некоторых других грибов, несмотря на неподходящие условия (темноту), они вызывают споруляцию. Микоспорины, обнаруживаемые при половых и бесполом спороношении одного и того же таксона, идентичны.

Вторичные метаболиты без морфогенетического действия

Примерно 1000 грибных метаболитов открыто и описано за последние 35 лет в связи с их антибиотическим и токсичным действием. Одновременно обнаружены многие необычные химические структуры, пути биосинтеза и механизмы действия. Значение всего этого для развития фундаментальной науки, пожалуй, не меньше пользы от практического применения сделанных открытий. Вторичные метаболиты, не обладающие заметным действием, описываются значительно реже, чем соответствующие той или иной «индикаторной системе» пигменты, антибиотики и микотоксины (см. следующие разделы). Каждая из этих категорий объединяет химически разнородные соединения; с другой стороны, многие вещества относятся к двум или одновременно ко всем трем категориям (например, окрашенные микотоксины; ядовитые пигменты с антианти-

ческим действием). Часто при попытках идентификации и описания «биологически активного» вещества обнаруживают целый ряд родственных молекул, большинство из которых, как правило, «неактивно» и, если бы не изучение «активного» компонента (например, скрининг антибиотиков), осталось бы неизвестным. Почему же возникают такие вторичные метаболиты и почему организмы, тратящие энергию на их синтез, сохранились в ходе эволюции? На эти вопросы можно попытаться ответить различным образом. По-видимому, универсального объяснения здесь нет, но в разных случаях, пожалуй, важны (по отдельности или по несколько сразу) следующие аспекты: недостаточная регуляция процессов первичного обмена веществ; инактивация с помощью наличных ферментов избытка промежуточных продуктов; случайное возникновение новых ферментов, т. е. путей синтеза; незавершенный процесс элиминации (отбора в рамках филогенеза); нейтрализация ядов в ходе обмена веществ; защитное действие, направленное вовне (подавление конкурентов антибиотиками; предотвращение выедания за счет «репеллентного» действия микотоксинов). Биохимический арсенал вторичного метаболизма, как будто не приносящего непосредственной пользы грибам, многими из них тем не менее используется самыми разнообразными путями. Во всех случаях прослеживается его связь с первичным обменом веществ, хотя всю цепочку реакций, ведущих к конечному продукту (например, антибиотик сложного строения), удастся установить лишь изредка (ср. рис. 58).

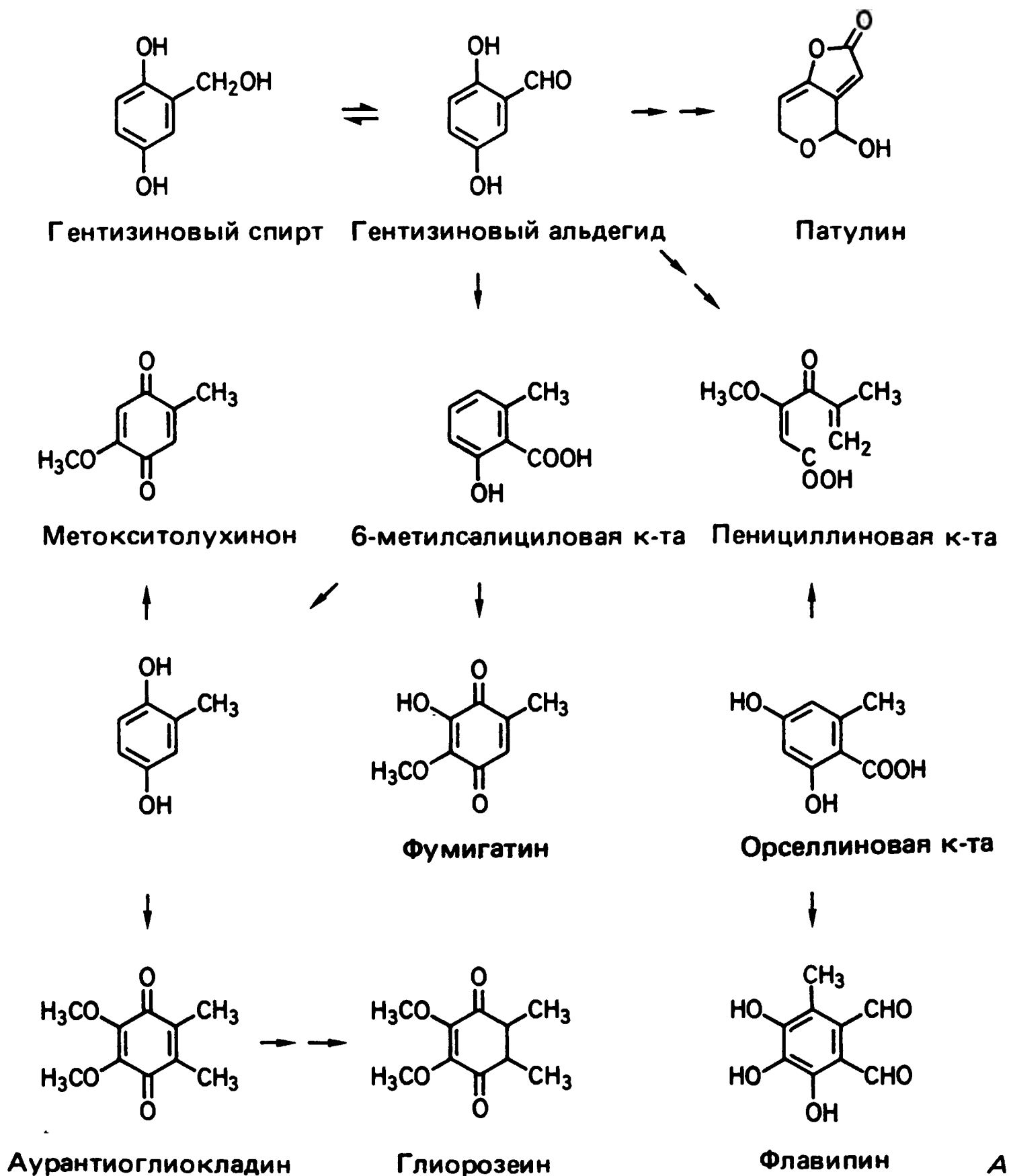
Антибиотики. Из примерно 3200 известных антибиотиков 772 (около 24%) синтезируются грибами (*Streptomycetaceae* дают 65%, другие бактерии — 11%; по Verde, 1974; Н. Zähler, личное сообщение, 1981). В медицине важны преимущественно β -лактамы пенициллин, цефалоспорин С и тысячи их полусинтетических производных с «улучшенными» свойствами — кислотостойкостью (т. е. применимостью оральным путем), действием против устойчивых микробов и против широкого спектра патогенов. Из стероидных антибиотиков, к которым, в частности, относятся цефалоспорин Р и гелволовая кислота, в качестве лекарственного средства используется фузидиновая кислота, а из прочих, применяемых в клинике групп, следует упомянуть гризеофульвин (ср. рис. 56, Д). На рис. 58 приведены также некоторые антибиотики, которые из-за своей токсичности, неудовлетворительной фармакокинетики, недостаточного лечебного действия *in vivo* или по другим причинам не годятся для использования в медицине или ветеринарии.

Из многочисленных путей биосинтеза антибиотиков (Bu'Lock, 1965, 1970) приведены два примера (рис. 59). Четыре молекулы ацетил-кофермента А (или 1 ацетил-КоА + 3 малонил-КоА) дают 6-метилсалициловую или орселлиновую кислоты. Из этих кислот выводятся многочисленные антибиотики (примеры на рис. 59, А). Среди продуктов различных видов *Aspergillus* и *Penicillium*, а также других грибов широко распространены антрахиноны (например, рис. 59, Б).

Микотоксины. Вещества типа афлатоксина (ср. рис. 60, А), случайно

попадая в организм человека или животных с зараженной грибами пищей, поражают печень, оказывают канцерогенное, тератогенное, мутагенное действие и нарушают иммунные реакции. Молекулярный механизм действия основан на образовании соединений токсина с ДНК и РНК. Важнейшие продуценты афлатоксинов — *Aspergillus flavus* и *A. parasiticus*.

Биосинтез начинается со связывания C_2 -компонентов в поликетиды; по своей молекулярной основе афлатоксины относятся к кумаринам. Известное уже в течение столетий токсичное действие алкалоидов спорыньи (ср. рис. 143, с. 145 и с. 256) по своему спектру еще шире: сокращается гладкая мускулатура (чаще всего сосуды при этом сужаются, однако гидергин их расширяет); подавляется действие адреналина и серотонина, поражается центральная нервная система и возникают галлюцинации



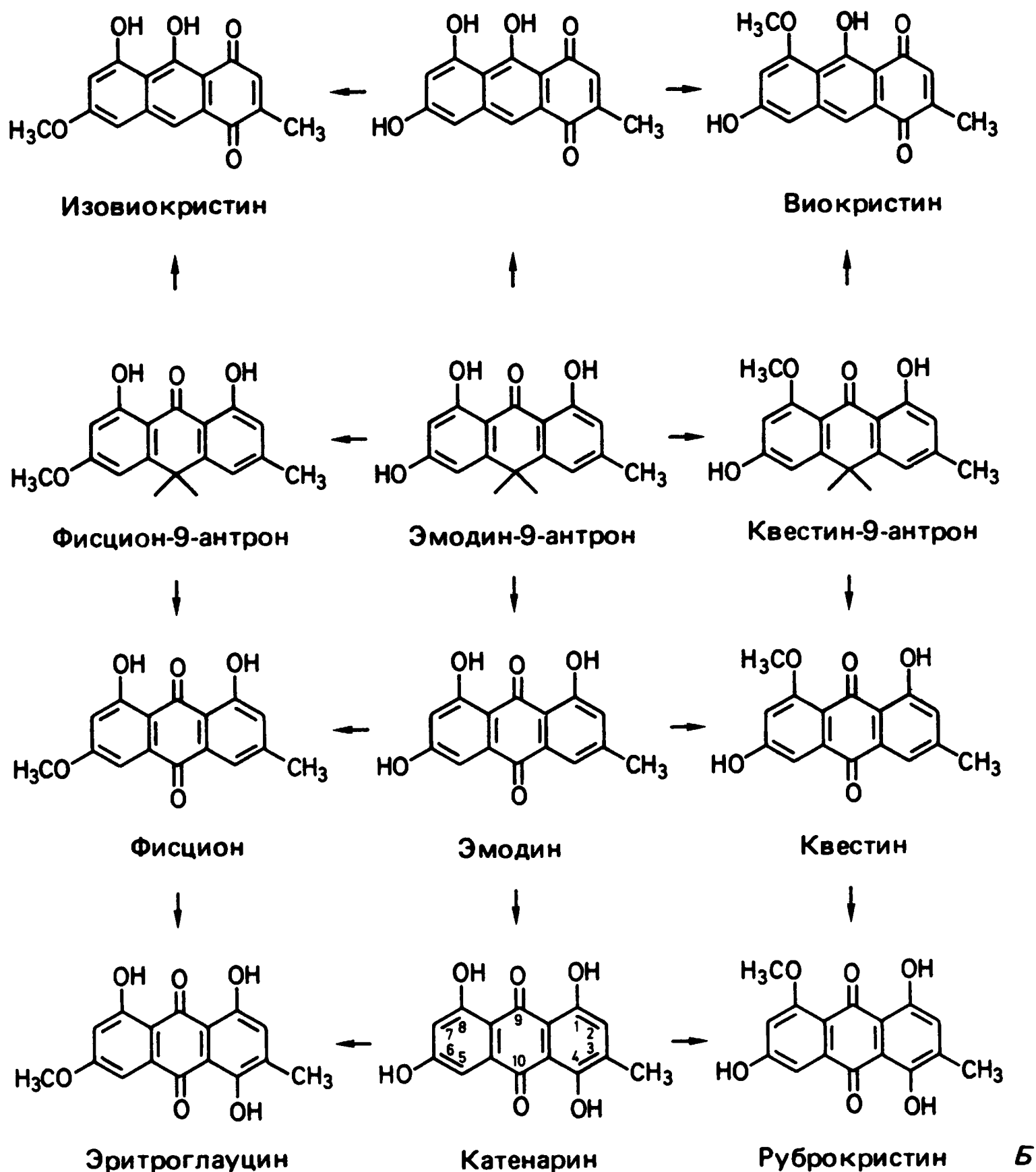


Рис. 59. Биосинтетические взаимосвязи в двух группах грибных антибиотиков: *А* — 6-метилсалициловая кислота и ее производные; *Б* — антрахиноны из *Aspergillus* (по Anke H. et al., Arch. Microbiol. 126 [1980] 231—236)

(например, за счет LSD, ср. рис. 60, *Б*). Галлюциногенные микотоксины встречаются также среди производных иботеновой кислоты (ср. рис. 60, *В*).

В случае трихотеценов (например, рис. 60, *Г* — *Е*) речь идет, напротив, о контактных ядах, вызывающих у человека раздражение кожи, конъюнктивит и т. д., а у животных при поедании с кормом (например, соломой, инфицированной *Myrothecium*) — отравления (нарушая синтез белков на рибосомах). Токсичность патулина (ср. рис. 59) основана на изменениях клеточных дыхания и проницаемости; раньше патулин иногда обнаружи-

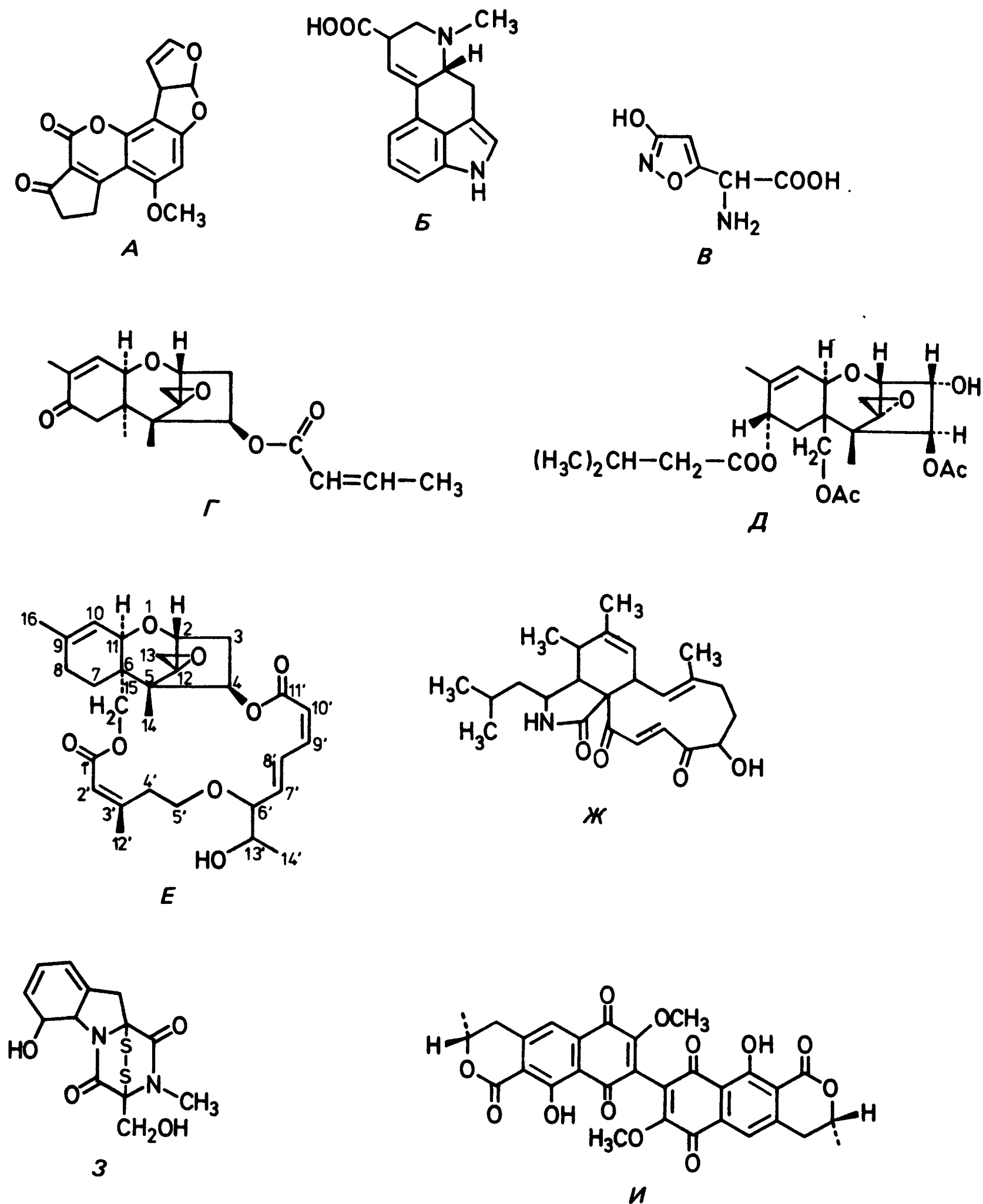


Рис. 60. Структурные формулы некоторых микотоксинов: *A* — афлатоксин B₁; *Б* — лизергиновая кислота (из *Claviceps*; LSD — Lysergsäurediäthylamid — диамид лизергиновой кислоты); *В* — иботеновая кислота; *Г* — *Е* — трихотецены: *Г* — трихотецин; *Д* — фузариотоксин T₂; *Е* — роридин Е (сатратоксин D); *Ж* — аспохалазин В (аспостерол) из группы цитохалазанов; *З* — глиотоксин из группы эпидитиодиоксопиперазинов; *И* — ксантомегнин из группы антрахинонов (ср. рис. 59, Б)

вали в продуктах, предназначенных для потребления человеком (яблочном соке, заплесневелом хлебе, ферментированной грибами колбасе).

К нейротропным микотоксинам относятся, помимо уже названных, цитреовиридин, мальторизин, фумитреморген, и другие треморгены (от лат. «тремор» — дрожь), рокфортин, слафрамин и т. д.

По симптомам отравления и молекулярным механизмам действия можно было бы составить «клинические картины» отдельных микотоксинозов, однако этим до сих пор занимаются редко и чаще всего неудовлетворительно (ср. Gedek, 1980).

Классификация по биосинтетическим группам (Steyn, 1980) или химической структуре (Ciegler et al., 1971; Kadis et al., 1971, 1972) также облегчает ориентацию среди микотоксинов. В последнем случае иногда удается выявить взаимосвязь между строением и механизмом действия. Так, в основе внешне совершенно различных эффектов цитохалазанов (например, рис. 60, Ж), возможно, лежит их влияние на микротрубочки, а особенности поражения клеточного дыхания эпиполитиодиоксопиперазинами, например, глиотоксином (рис. 60, З), споридесмином, хетомином, зависит от характера их боковых цепей. К дыхательным ядам относятся и антрахиноны (например, рис. 59, Б, а также ксантомегнин из *Aspergillus*, *Penicillium* и дерматофитов, рис. 60, И).

Современные знания о взаимосвязях между грибными инфекциями и образованием и действием микотоксинов (и аллергенов) остаются весьма фрагментарными.

Группа токсинов рода *Candida* относится к белкам и не подходит под принятое здесь определение, согласно которому микотоксины (и антибиотики) являются низкомолекулярными соединениями.

Наследственность

Наследственность — функция дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), локализованной у грибов в хромосомах ядра и в митохондриях.

Удвоение (репликация) ДНК обеспечивает принципиальное наследственное сходство потомства и родителей. Внешние условия и особенности обмена веществ влияют на скорость репликации, определяя в экстремальных случаях, будет ли ДНК вообще синтезироваться, но не изменяют ее строения, модели наследования, генотипа. Так как реакции на влияния окружающей среды многообразны (например, почкование клеток, с. 34 и далее, переход ко вторичному метаболизму и спороношению, с. 49 и 103), причем не все наследственные факторы проявляются (экспрессируются) постоянно (ср. с. 79), для того, чтобы за соответствующим фенотипом, т. е. набором внешних признаков организма, распознать его генотип, требуются особые анализы. Методически это легче всего осуществить, если прежде всего обратиться к тем немногим фенотипическим чертам, самостоятельность (генетическая независимость) которых доказана. Многие аспекты генетики грибов рассмотрены Эссером и Кюененом (Esser, Kuenen, 1965).

Менделизм

Большинство важнейших признаков грибов кодируются ядерной ДНК. Если рассматривать только такие черты, все потомство одноядерной клетки будет содержать одинаковые наследственные задатки. То же самое можно сказать о неклеточных протопластах. Изменения наследственного материала происходят при половом размножении и за счет мутаций.

Поведение ядерных генов описывается менделевскими правилами наследования. Для их изучения грибы особенно удобны: вегетативная фаза большинства из них (гаплоидных форм) соответствует поколению гамет высших организмов, однако здесь известны также диплоидия, смена поколений (ср. табл. 8, с. 70), наследование плазматических факторов и многие другие генетические механизмы.

Гаплоидные грибы

У аскомицета *Byssochlamys nivea* (Eurotiales) из одной-единственной аскоспоры вырастает мицелий (рис. 61, 1, 2), некоторые боковые гифы которого превращаются в антеридии (рис. 61, 6) или аскогоны (рис. 61, 7). И те и другие органы — многоклеточно-гаплоидные. Ядра из антеридия (мужского органа, отдающего ядра) проникают в аскогон и располагаются попарно с находящимися там женскими ядрами. «Мужское» и «женское» поведение ядер регулируется физиологически (например, разной высотой прикрепления на несущей гифе, влиянием окружающей среды). В аскогоне их пары синхронно размножаются. Производные пары образуют собственные клетки в вырастающих из аскогона аскогенных гифах. Концы этих гиф превращаются в крючки (с. 219), а те — в сумки. Парные ядра сливаются друг с другом (кариогамия, рис. 61, 9, 10). Возникшее диплоидное ядро с двумя одинаковыми наборами хромосом (гомозигота), как обычно, мейотически, а затем еще раз митотически делится; в результате каждая из восьми развивающихся спор содержит по одному ядру (рис. 61, 11—14); все эти ядра генетически идентичны.

При кариогамии в ходе спаривания гомологичных хромосом (рис. 61, 10; ср. рис. 62, А) они образуют видимые в электронном микроскопе «синаптонемные комплексы», считающиеся характерными для мейоза. В этой фазе может произойти обмен участками хромосом (рис. 62), однако в случае их идентичности он лишь изредка влияет на наследственный материал.

Итак, у *Byssochlamys nivea*, как и у других аскомицетов, различимы мужские и женские половые органы (гетерогаметангии, см. также рис. 105, с. 217; аналогично у оомицетов — см. рис. 78, с. 176), развивающиеся в данном случае на одном и том же таллеме (однодомность, ге-

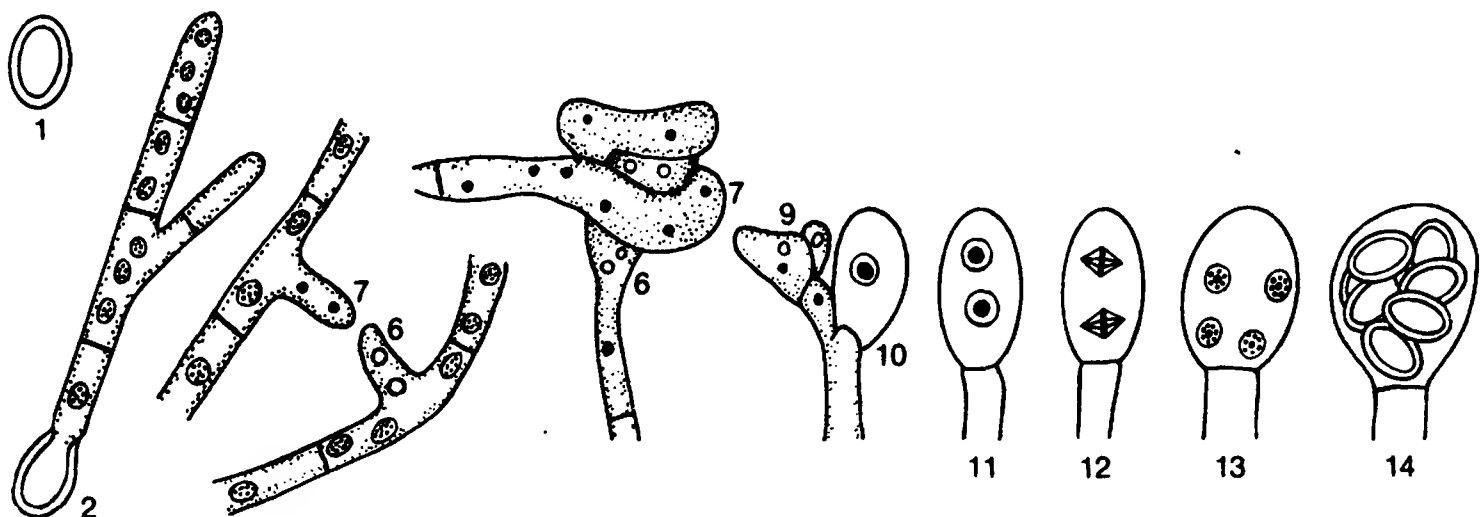


Рис. 61. *Byssochlamys nivea*. Схема полового развития (ср. табл. 15): 1 — аскоспора; 2 — молодой мицелий; 6 — антеридий; 7 — аскогон; 9 — молодая сумка перед слиянием ядер; 10 — диплоидная сумка (зигота); 11—13 — ядерные деления в сумке; 14 — сумка со зрелыми спорами. Обозначения для ядра (только на этом рисунке): большой белый круг — гаплоидное; круг с точками — индифферентное; черный круг — женское; маленький белый круг — мужское; круг с черным центром — диплоидное

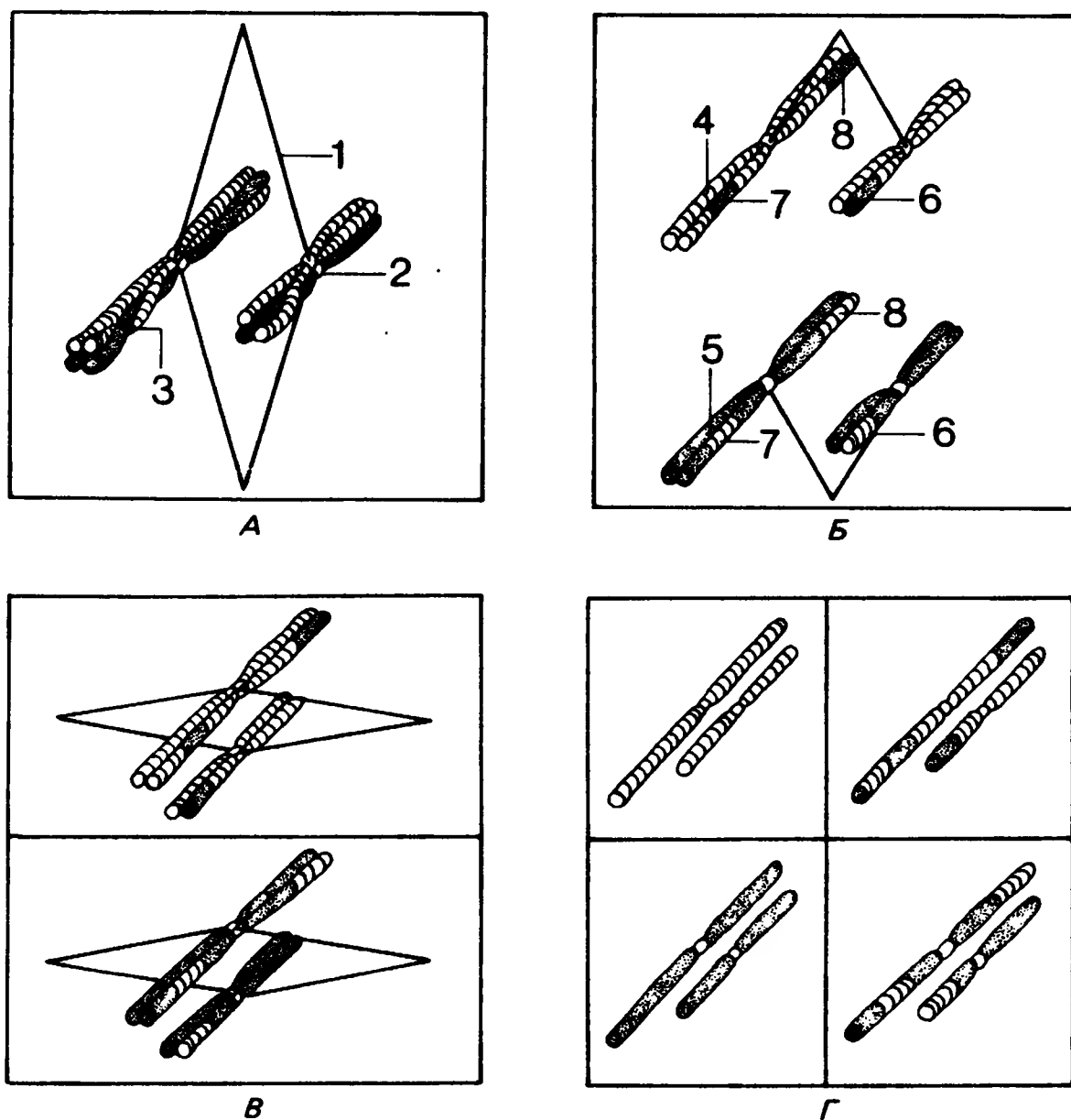


Рис. 62. Схема обмена отрезками хроматид при мейозе. **А.** Две гомологичные пары хромосом на первом этапе мейотического деления. Каждая хромосома состоит из двух хроматид. Нити веретена (1) прикрепляются к центромерам (2). Два хроматиды перекрещиваются (вступают в кроссинговер) с образованием хиазм (3). **Б.** Обе пары хромосом после разделения (редукция хромосомных наборов на первом этапе мейоза). Происхождение частей хроматид обозначено окраской (4,5). Обмен сегментами (6—8) происходит преимущественно в местах перекреста (АЗ). **В.** Второй этап деления. **Г.** Исходные хромонемы распределяются по четырем ядрам и превращаются в самостоятельные хромосомы. Показаны обмененные отрезки, их происхождение и распределение (по Nultsch, 1982)

рмафродитизм). У соматогамных базидиомицетов (ср. с. 266) половую дифференцировку обнаружить труднее, а среди (изо-) гаметангиев зигомицетов вообще не различимы мужские и женские (рис. 65, ср. рис. 90, с. 196). Невозможно определить пол многих дрожжей (например, рис. 101, с. 210), изогамет хитридиомицетов и других низших грибов (например, рис. 85, с. 187). Известны и двудомные грибы; их легко распознать, если в пределах одного вида одна группа штаммов образует только антеридии, а другая — только женские гаметангии, причем поведение ядер приурочено к соответствующим органам, как у оомицета *Achlya ambisexualis* (Saprolegniales), некоторых эндомицетов и Laboulbeniales (см. с. 214); пол зависит от того, отдаются ядра (мужской) или принимаются (женский). Половые споры развиваются у однодомных видов на всех талломах, у двудомных — только на женских (ср. рис. 64, Б, 3:4).

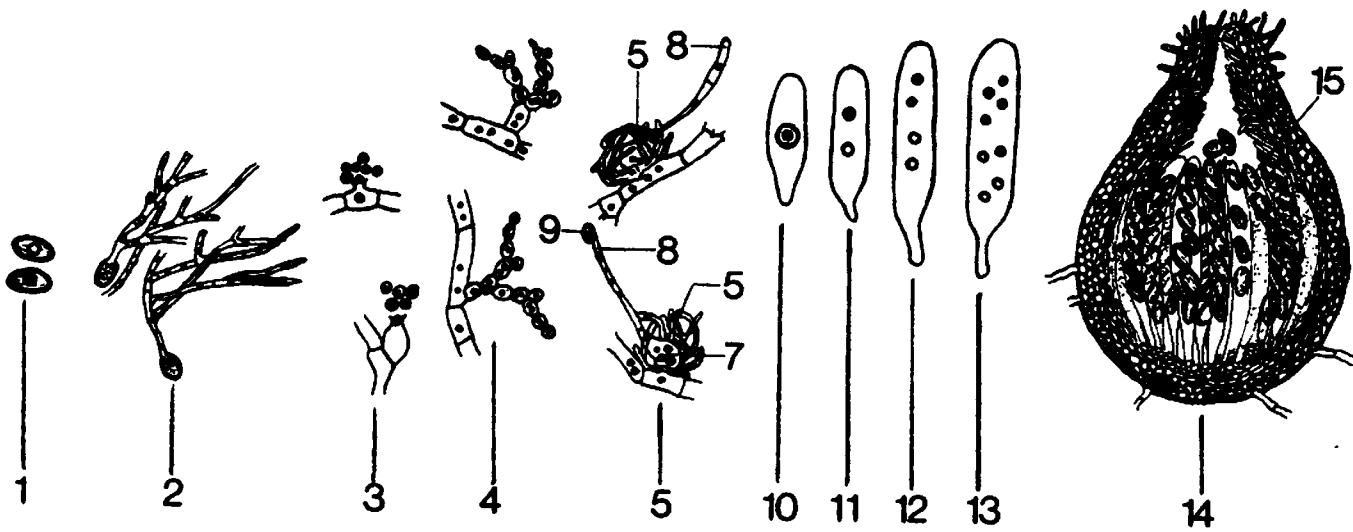


Рис. 63. *Neurospora sitophila*. Схема наследования для биполярной несовместимости (ср. табл. 15): 1 — споры; 2 — молодые мицелии; 3 — микроконидии; 4 — макроконидии; 5 — зачатки плодовых тел; 7 — аскогон с трихогиной (8); 9 — оплодотворение конидией; 10 — сумка с зиготическим ядром; 11 — двуядерная стадия; 12 — четырехядерная стадия; 13 — восьмиядерная стадия; 14 — зрелый перитеций. Из восьми ядер на сумку (15) четыре несут аллель А, четыре — а; может начинаться новый цикл (1). Обозначения для ядра: черный круг — А; белый круг — а; круг с черным центром — диплоидное

Еще важнее, чем половая дифференцировка, по-видимому, совместимость мицелиев: самостерильность приводит к успеху только перекрестного скрещивания у однодомных видов, часто обуславливая гетероталлизм, т. е. необходимость в нем. И наоборот, причиной гомоталлизма (автогамии) считают самофертильность, т. е. самосовместимость. Истинный гомоталлизм должен сочетаться с однодомностью, а неистинный наблюдается, например, тогда, когда, как у некоторых базидиомицетов с двумя спорами на базидию или у аскомицетов с четырьмя спорами на сумку, после редукционного деления, хотя и происходит дифференцировка на плюс- и минус-ядра, они попарно попадают в дву- или многоядерные споры.

Аскомицет *Neurospora sitophila* (Sphaeriales) — самостерильный вид с двумя типами спаривания (А, а: биполярная несовместимость) (рис. 63). Аскоспоры А и а порознь образуют гифы (рис. 63, 1, 2), микро- и/или макроконидии (3, 4), зачатки плодовых тел (5), а в них аскогоны (7) с трихогинами (воспринимающими гифами, 8). Когда мужские клетки обоих партнеров, например, микро- или макроконидии, попадают на трихогину совместимого (противоположного) типа спаривания, их ядра перемещаются в аскогон, где образуют дикариофазу, после чего, как и у *Byssoschlamys* (рис. 61), развиваются сумки (10—13). Во время мейоза А- и а-гены в диплоидных ядрах расщепляются по менделевским правилам в соотношении 1:1, так что из восьми спор (14) четыре относятся к типу спаривания А и четыре — к а (ср. табл. 15).

Гифы обоих типов спаривания образуют как мужские, так и женские органы. Гетероталлизм определяется двумя генами несовместимости (А, а), а не наследственным развитием тех или иных половых органов.

Таблица 15. Наследование признаков в ходе развития гаплоидных аскомицетов. Типы ядер в клетках отдельных стадий

Пример гриба	Споры и вегетативная фаза	Совместимые партнеры	Зигота	Сумки после редукционного деления		Соотношение спорных типов
				1-й тип	2-й тип	
Стадии развития по рис. 61 и 63	1—5	6	10	11		14
A <i>Byssochlamys nivea</i> (ср. рис. 61)	A		A AA	A, A	A, A	Дифференциации нет
Б <i>Neurospora sitophila</i> , биполярная несовместимость (ср. рис. 63)	A a	a A	Aa	A, a	A, a	1:1
В <i>Neurospora</i> , биполярная несовместимость; признаки спор: В = окрашенные b = неокрашенные	AB ab	ab AB	AaBb	AB, ab	Ab, aB	1:1:1:1
Г <i>Neurospora</i> — поколения после «В»	AB Ab aB ab	aB ab aB ab AB Ab AB Ab	AaBB AaBb AaBb Aabb AaBB AaBb AaBb Aabb	AB, aB AB, ab AB, ab Ab, ab AB, aB AB, ab Ab, ab Ab, ab	AB, aB Ab, aB Ab, aB Ab, Ab AB, aB Ab, aB Ab, aB Ab, ab	1:1:1:1

У ряда штаммов *Neurospora sitophila*, кроме обоих типов спаривания (А, а), наследуется также окраска аскоспор (табл. 15: В — темные, b — светлые споры), причем А- и В-факторы передаются независимо друг от друга. Картина наследования в табл. 15 упрощена; для сравнимости на рис. 61 и 63 использованы одинаковые обозначения.

Если пытаться скрещивать между собой талломы, выросшие из четырех полученных в эксперименте вариантов спор (табл. 15, в, столбец 11), к этому будут способны только неидентичные типы спаривания, которые дадут зиготы АaВВ, АaВb и Аabb (табл. 15, Г, столбец 10) в соотношении 1:2:1. Последние в свою очередь расщепятся в суммах на четыре исходных генотипа гаплоидных спор в соотношении 1:1:1:1.

Обмен участками хромосом в мейозе (рис. 62) иногда приводит к тому, что отдельные их отрезки (даже целые плечи) «постредуцируются». Если, например, гены окраски находятся в обмениваемых частях хромосом, то все четыре типа спор могут оказаться в одной и той же сумке.

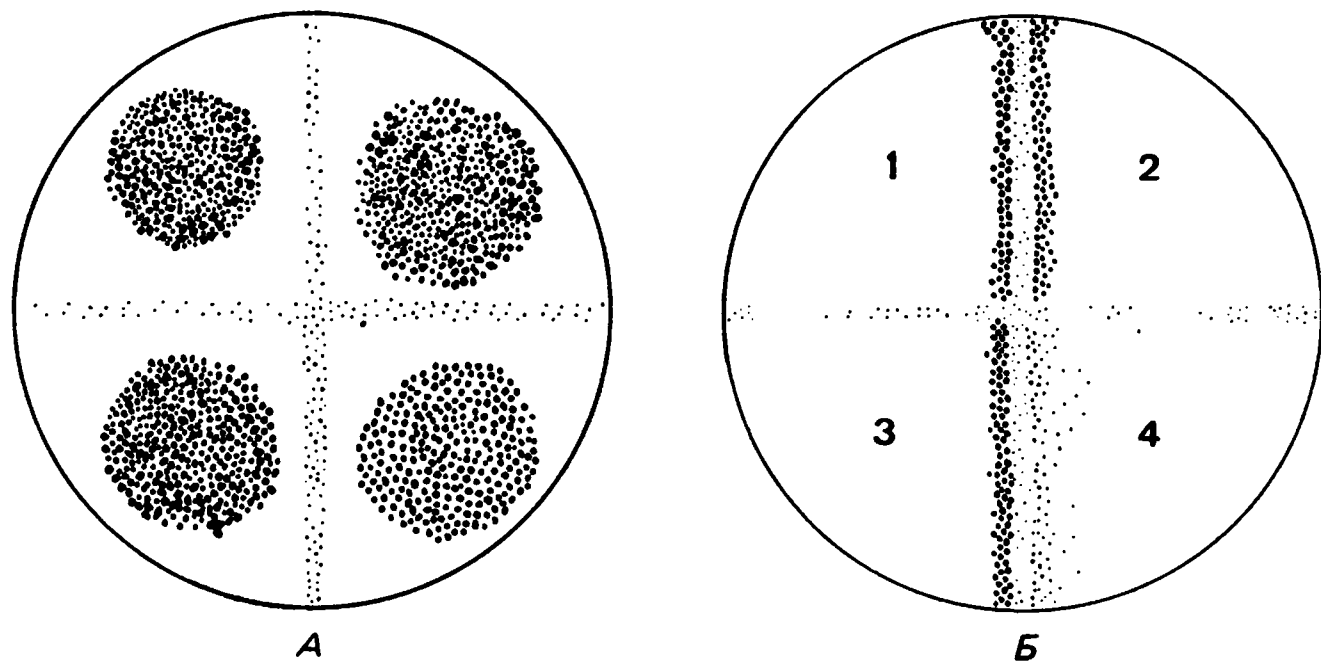


Рис. 64. Аскомицет *Chaetomium elatum* (Sphaeriales). Система оплодотворения, схематизировано. *А.* Четыре различных самосовместимых штамма образуют в центре колоний зрелые перитеции. *Б.* Четыре самонесовместимых штамма: 1, 3 — с аллелем А; 2, 4 — с аллелем а. Между 1 и 3 оплодотворения не происходит; четкое образование перитециев наблюдается по обе стороны зоны контакта между 1(А) и 2(а). В области контакта между 3(А) и 4(а) образование перитециев у 3 идет нормально, а у 4 развиваются только неоплодотворенные протоперитеции, так как 3 не дает мужских половых клеток (в данном примере — сперматиев) (по Müller E., in Kendrick, 1979)

Аскомицет *Chaetomium elatum* (Sphaeriales); ср. рис. 115 и 116, с. 227 и далее) представлен расами с разным характером совместимости и сексуальности. Наряду с более частыми гомоталличными (однодомно-самофертильными) штаммами (рис. 64, *А*) встречаются также биополярно-гетероталлические (А и а; самостерильные) типы спаривания и иногда даже двудомность; у одного двудомного штамма (рис. 64, *Б*, 3) мужские половые органы нефункциональны, так что в принципе совместимый с ним партнер (рис. 64, *Б*, 4) не оплодотворяется и не образует перитециев.

Зигомицеты *Mucor mucedo* и *Blakeslea trispora* (Mucorales) биополярно-гетероталлически (типы спаривания + и —; рис. 65). Образование зигот (ср. рис. 90, с. 196) начинается морфологически с появления зигофоров, образование которых, вероятно, индуцируется триспоровой кислотой. У гомоталлических Mucoraceae все этапы ее биосинтеза протекают в одних и тех же гифах, тогда как у их гетероталлических сородичей (часто из того же рода) ферменты отдельных его реакций локализованы либо в плюс-, либо в минус-мицелиях, так что совместимые штаммы обеспечивают друг друга промежуточными соединениями. Здесь речь идет о биохимически объяснимой совместимости; Эссер и Кюнен (Esser, Kuenen, 1965) предпочитают в этом случае говорить о «физиологической двудомности».

Гомоталлизм и гетероталлизм распространены у грибов примерно одинаково. Гетероталлические системы оплодотворения регулируются преимущественно самостерильностью, причем иногда ее формами, выглядящими несколько сложнее описанных.

Биополярная несовместимость с одной парой генов (аллели А/а, а/а, +/_ и т. д. (ср. рис. 63, 64, 65 и табл. 15, В). Уже описанные простые ее

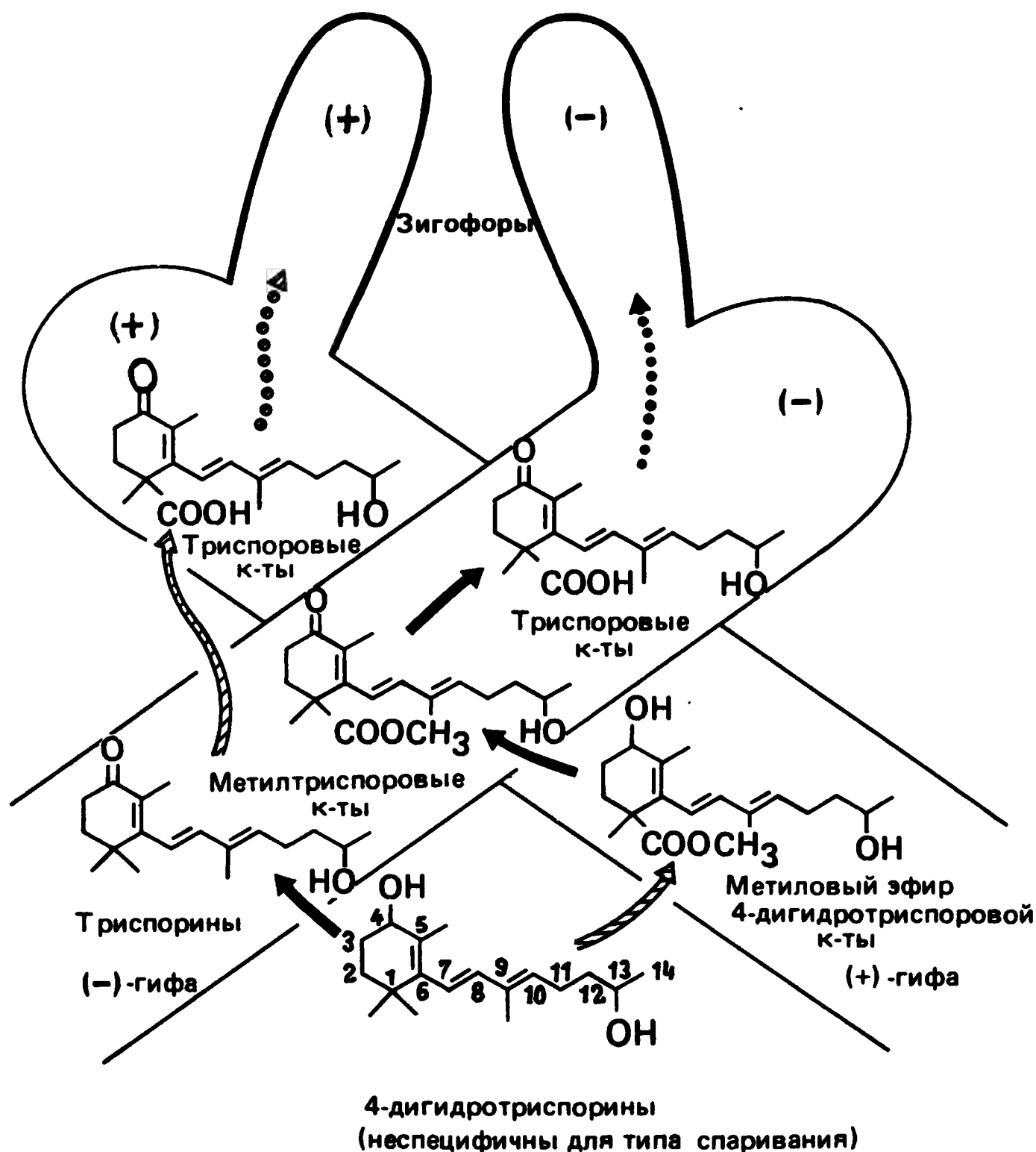


Рис. 65. Биосинтез триспоровых кислот В и С у *Mucor* и *Blakeslea*. Здесь представлен С-ряд. В-ряд: $-C^{13}O-$. У атома C^{10} связь может быть в *цис*- или *транс*-положении

примеры типичны для аскомицетов, Uredinales (базидиомицеты) и части устомицетов (см. с. 263 и сл.). Оплодотворение происходит, если партнеры обладают различными аллелями. У устомицетов пара генов совместимости (А/а) может дополняться вторым локусом со многими аллелями (B_1 , B_2 и т. д.). В этих нетипичных системах плазмогамия происходит независимо от того, одинаковы или различны В-аллели, однако дикарион образуется только в последнем случае.

Биполярная несовместимость со многими аллелями (например, A_1 , A_2 , A_3 и т. д.) встречается у *Auricularia*, *Exidia*, *Tremella* и ряда других базидиомицетов. Обнаружено от 30 до 50 таких аллелей, каждая комбинация двух партнеров с разными аллелями совместима. Это сильно повышает шансы успешных спариваний по сравнению с системой «один локус — два аллеля».

Тетраполярная совместимость с двумя многоаллельными локусами

Таблица 16. Скрещивание талломов с множественными аллелями при тетраполярной несовместимости

Типы спаривания	$A_x B_x$	$A_x B_y$	$A_y B_x$	$A_y B_y$
$A_x B_x$	$A_x A_x B_x B_x$ спаривания нет	$A_x A_x B_x B_y$ HEMI A	$A_x A_y B_x B_x$ HEMI B	$A_x A_y B_x B_y$ дикарион
$A_x B_y$	$A_x A_x B_x B_y$ HEMI A	$A_x A_x B_y B_y$ спаривания нет	$A_x A_y B_x B_y$ дикарион	$A_x A_y B_y B_y$ HEMI B
$A_y B_x$	$A_x A_y B_x B_x$ HEMI B	$A_x A_y B_x B_y$ дикарион	$A_y A_y B_x B_x$ спаривания нет	$A_y A_y B_x B_y$ HEMI A
$A_y B_y$	$A_x A_y B_x B_y$ дикарион	$A_x A_y B_y B_y$ HEMI B	$A_y A_y B_x B_y$ HEMI A	$A_y A_y B_y B_y$ спаривания нет

(A_1, A_2, A_3 и т. д., B_1, B_2, B_3 и т. д.; ср. табл. 16 и рис. 66) наряду с гомоталлизмом (самосовместимостью) и биполярной несовместимостью широко распространена у *Homobasidiomycetidae*. Плазмогамия и кариогамия обусловлены здесь разными аллелями. Вероятность успешных спариваний весьма велика. При спаривании талломов, происходящих из базидиоспор одного и того же гибрида (родительского поколения), шансы на успех несколько ниже.

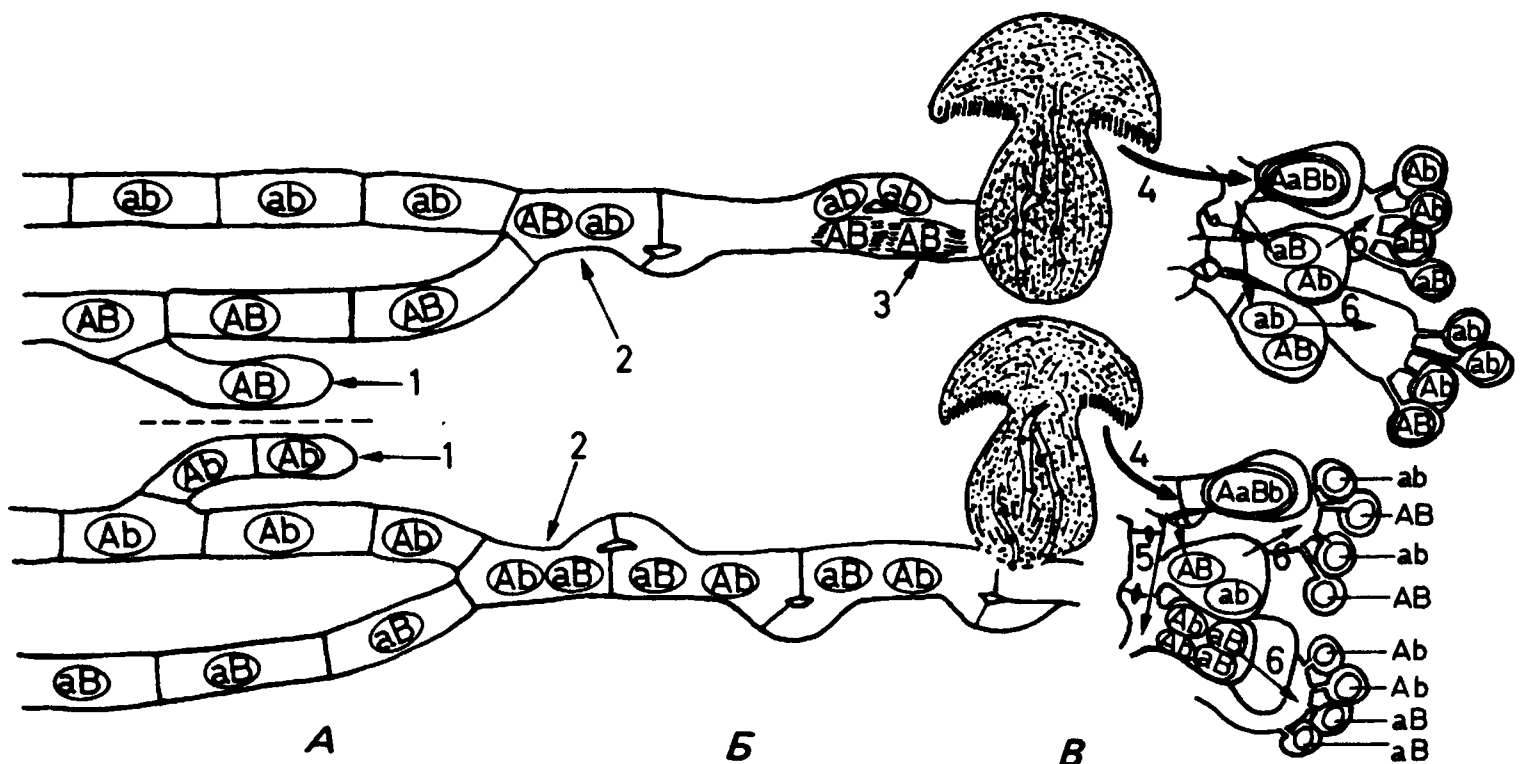


Рис. 66. Половое развитие базидиомицета; схема наследования для тетраполярного гетероталлизма. А. Гаплоидный мицелий, четыре типа ядер. Б. Дикариотный мицелий. В. Плодовые тела (дикариофаза); справа — созревание базидий: 1 — плазмогамия отсутствует (несовместимость, одинаковые А-факторы); 2 — половое слияние клеток (плазмогамия, образование дикариофазы); 3 — деление пар ядер; 4 — кариогамия; 5 — мейоз (два этапа) в молодой базидии; 6 — базидиоспоры с четырьмя типами гаплоидных ядер. Споры могут прорасти и начинать новый цикл (А)

В упрощенном примере на рис. 66 из базидиоспор возникают гаплоидные гифы (А), которые попарно копулируют и могут расти дальше как дикариотичный мицелий (Б). В типичном случае он образует «пряжки» (например, рис. 66, 2—3, ср. с. 270) и в конечном итоге плодовые тела (В), а в их базидиях происходят кариогамия (4) и мейоз (5). На каждой базидии возникает четыре (гаплоидные) споры (6). В других группах базидиомицетов (например, *Ustilaginales*, см. ниже) развитие протекает несколько иначе. На рис. 66, 1 уже предполагается, что клетки с одинаковыми А-факторами неспособны копулировать. Общая картина спаривания, определяемая вторым фактором несовместимости (В, в) и множественными аллелями, представлена в табл. 16.

Так как оба родителя равноценны и взаимозаменяемы (ср. рис. 66), можно рассмотреть только половину приведенных в ней результатов. Из восьми возможных комбинаций по две совместимы (дикарион), несовместимы (нет спаривания), полусовместимы с общим А-фактором (НЕМІ А) и полусовместимы с общим В-фактором (НЕМІ В); по отдельности это означает следующее.

1. Совместимость: штаммы с неидентичными А- и В-факторами при скрещивании образуют дикарион.

2. Несовместимость: у штаммов с идентичными А- и В-факторами в опыте по скрещиванию плазмогамии и копуляции не происходит.

3. Полусовместимость типа А. При скрещивании между штаммами с идентичными А-факторами, но разными В-генами происходит плазмогамия с возникновением гетерокариотных клеток (гетерокариоз: присутствие двух или более генетически разных, но несовместимых типов ядер в одной клетке или же в одном талломе). Гетерокарион (пара несовместимых ядер, а также содержащий ее таллом) может иногда размножаться, но такой мицелий, как правило, растет очень медленно и не образует плодовых тел.

4. Полусовместимость типа В. При идентичных В-, но разных А-факторах опыты по скрещиванию иногда приводят к локальному гетерокариозу (без размножения).

У многих базидиомицетов дикариотичное состояние клеток различимо микроскопически по образующимся пряжкам (рис. 66). Несовместимость типа В иногда выражается в дефектных пряжках.

Отклонения (примеры). Опенок *Armillariella mellea*¹, представленный по крайней мере десятью малыми видами, обычно тетраполярен, однако часто образует диплоидные вегетативные гифы в древесине. У других дереворазрушителей в этой фазе преобладают гаплоидно-однойдерные клетки. Среди биполярных базидиомицетов много разрушающих целлюлозу грибов бурой гнили.

Диплоидные грибы

Лишь у немногих грибов ядра вегетативной фазы размножаются в диплоидном состоянии. Речь идет о миксомицетах, оомицетах, некоторых *Blastocladales* из хитридиомицетов и части эндомицетов, не считая отдельных представителей других групп и прочих исключительных случаев

¹ См. примечание к с. 72.

			$\begin{matrix} \times aB \\ AB \\ \times ab \end{matrix}$	$\begin{matrix} \rightarrow AaBB \\ AaBb \end{matrix}$			Идентично
			$\begin{matrix} \times Ab \\ aB \\ \times AB \end{matrix}$	$\begin{matrix} AaBb \\ AaBB \end{matrix}$			Ab.aB
			$\begin{matrix} \times ab \\ Ab \\ \times aB \end{matrix}$	$\begin{matrix} Aabb \\ AaBb \end{matrix}$			Ab.ab
			$\begin{matrix} \times AB \\ ab \\ \times Ab \end{matrix}$	$\begin{matrix} AaBb \\ Aabb \end{matrix}$			Тип I сумок II
Почкование в диплофазе	Гаплоидизация (образование аскоспор)	Почкование в гаплофазе (размножение отдельных аскоспор)	Слияние гаплоидных односпоровых культур с неидентичными А-факторами	Продукты спаривания (диплофаза)	Почкование в диплофазе	Типы спор после гаплоидизации	
Родительское поколение (Р)				Первое поколение потомства (F ₁)			

Рис. 67. Схема наследования у гапло-диплобионтных дрожжей (ср. рис. 101). А-факторы обозначены разной окраской ядер (только в гаплофазе), В-факторы — разной окраской клеток: В и ВВ — темные клетки, в и вв — светлые, Вв — серые (фенотипические Вв больше сходны с ВВ, чем с вв)

(ср. табл. 8, с. 70). Важнейшие среди этих организмов, по-видимому, дрожжи, а среди них — пивные, винные и пекарские расы *Saccharomyces cerevisiae*.

В следующем примере рассмотрены две пары аллелей: А и а определяют тип спаривания, В и в — физиологические свойства.

Экспериментально, используя подходящие штаммы, можно получить картину скрещивания по рис. 67. Обычно аскоспоры рано копулируют. Чтобы получить гаплоидные штаммы, которые, как и диплоидные, почкуются, однако часто меньшими по размеру, круглыми клетками, очень молодые аскоспоры следует изолировать друг от друга. Группа спаривания может измениться так, что станет возможной копуляция в пределах гаплоидных клонов. Тип спаривания большинства дрожжей не фиксирован, как несовместимость у *Neurospora* или многих *Mucorales*, а сложно регулируется, поэтому часто обозначается символами а и α, подразумевающими, что а-комплекс легко мутирует в α.

Характером размножения диплоиды среди грибов ближе всего к животным и высшим растениям. У них проявляются доминантность и рецессивность. Если у диплоидного организма в одной хромосоме вследствие мутации отсутствует ген, ответственный за синтез какого-либо фермента, рост и размножение, вероятно, обеспечиваются активностью аллельного гена. Такие дефекты, возможно, даже исправляются при ядерных делениях; однако не исключены и устойчивые повреждения, которые потом отсеиваются путем отбора внутри популяций.

Чтобы снизить риск убытков, многие крупные пивоварни и дрожжевые фабрики постоянно стараются рационализировать и оптимизировать ход брожения. Дрожжам как его возбудителям при этом уделяется особое внимание. Во избежание нежелательных изменений в их наследственном материале осуществляется культивирование штаммов в лаборатории, независимо от производственного процесса. Контролируемые лабораторные субкультуры периодически используются как посевной материал, чтобы освежить, заменить популяции или скорректировать их состав.

Неменделевские механизмы наследования

Внехромосомная наследственность

Дефект дыхания некоторых дрожжей, который при определенных условиях охватывает до одного процента их клеток, выражается в появлении слабо растущих («Petites») колоний; у таких клеток митохондрии полностью отсутствуют или наследственно изменены.

При почковании дочерняя клетка получает относительно небольшую долю цитоплазмы без митохондрий или с их дефектными (мутантными) формами. Вероятность их полной утраты выше, чем при обычном клеточном делении. Из-за независимого размножения митохондрий дефект наследуется.

Раньше мутацию «Petites» у дрожжей рассматривали как нарушение «какого-то цитоплазматического носителя наследственности» (плазмона). Невыясненные плазмоновые эффекты, возможно, играют некоторую роль у других грибов. Цито-

плазматическими носителями наследственности, кроме митохондрий (у всех эвкариот), служат, например, пластиды высших растений, фаги и эписомы бактерий, а также вирусные частицы («virus-like particles» = VLP; ср., например, Adler J. P. et al. (eds.): *Fungal viruses*. Springer, Berlin, 1979). Взаимоотношения с ними могут быть значительно сложнее, чем в случае мутации «Petites»; так, у гибридов кипрея (*Epilobium*) предполагается ядерно-плазменная несовместимость (см. Nulitsch, 1982).

Внехромосомно наследуемыми считают два феномена, наблюдаемые на колониях грибов в лаборатории. После неоднократных пересевов гиф отмечается так называемое их старение, выражающееся в снижении интенсивности и, наконец, полном прекращении споруляции (причем прежде всего подавляется половое размножение); может также останавливаться рост и происходить отмирание гиф. Практически, хотя лишь с частичным успехом, этому противодействуют, пересевая вместо фрагментов мицелия споры. Как негенетическая причина здесь обсуждается недостаточное питание. Другой феномен — сальтация — обусловлен отчасти внехромосомно, отчасти мутацией, гетерокариозом или рассортировкой ядерных типов и также приводит к изменениям исходного облика грибной колонии. Пятнами или клубками гиф над мицелием появляются более или менее уклоняющиеся ростовые формы, часто устойчивые при пересевах. Различия вариантов колонии касаются, например, споруляции, окраски, зональности, скорости роста или ветвления гиф. Иногда данный штамм неоднократно дает одни и те же варианты; другие штаммы или виды грибов отличаются особой стабильностью. При использовании стандартизированных популяций для сравнимых, но разделенных во времени исследований, рекомендуется консервировать однородные суспензии зачатков путем сушки с замораживанием (лиофилизации) и каждый раз применять для посева именно этот материал.

Мутации

Мутации — это изменения наследственного материала, не относящиеся к образованию новых комбинаций генов во время мейоза. Они происходят в природе с определенной частотой и могут вызываться экспериментальным путем. Чаще всего мутации приводят к гибели клетки (летальны), но важнее случаи, когда она выживает и наследует изменения. Если у высокоорганизованных организмов, как правило, проявляются только мутации, затрагивающие репродуктивные клетки, для микробов их значение гораздо больше, так как почти каждая их клетка может образовать новый таллом или колонию.

Геномная мутация. Ди- или полиплоидизация (умножение хромосомного набора, т.е. генома) иногда дает начало жизнеспособным и плодовитым клеткам с видоизмененными признаками (например, более крупным). Причины этой мутации — нарушения процессов деления, например нерасхождение обоих наборов хромосом в анафазе и объединение их в одном ядре (плоидность $2n$), кариогамия между диплоидным и гаплоидным ядрами ($3n$), а также комбинации и повторения этих механизмов (плоидности 4, 5, $6n$ и выше).

Хромосомная элиминация. Отдельные хромосомы, особенно при полиплоидии, нередко выталкиваются из ядер и дегенирируют (например, после парасексуальной кариогамии). Чаще всего при этом возникают нестабильные ядерные типы. Последние у грибов обнаруживаются относительно легко, так как можно размножить отдельные клетки (одноядерные или гомокариотичные конидии, дрожжевые клетки, искусственно вычлененные клетки гиф и т. д.).

Генная мутация — это изменение в структуре, т. е. последовательности оснований нуклеиновой кислоты (в кодировании информации). Такие мутации происходят спонтанно, но учащаются при облучении (ультрафиолетом, рентгеном, радиацией) или обработке определенными веществами (диэпоксидом, этиленмином, диметилсульфатом и т. д.). При этом отрезки хромосом или нуклеотиды затрагиваются не только непосредственно, но и косвенно — образующимися перекисями и свободными радикалами. С определенной вероятностью сходные воздействия приводят к хромосомной элиминации.

Для отбора и характеристики мутантов разработаны специальные методы. Их выживаемость и частота появления часто отрицательно коррелируют между собой. Мутанты микроорганизмов используются во многих хорошо отлаженных промышленных процессах (например, в производстве пенициллина). У так называемых ауксотрофных мутантов определенный этап обмена веществ «генетически заблокирован», за счет чего, например, разрывается одна из цепей биосинтеза. Это может вести к накоплению полезных для человека промежуточных продуктов или вторичных метаболитов, поэтому иногда расценивается как «положительное» явление.

Гетерокариоз

Гетерокариоз — это наличие генетически различных ядер в одном талломе или в одной клетке; соответствующий таллом (клетку, протопласт) и его ядра, т. е. совокупность ядерных типов, называют гетерокарионом. Сюда не относятся дикарион, а также послекопуляционное состояние с временной двуядерностью, даже если эти ядра позже не делятся синхронно по типу дикариона.

Гетерокарион возникает за счет мутации, копуляции с обменом ядер разного качества между гифами или отсутствия спорообразования после редукционного деления (например, прорастания сумок или базидий в гифы). В зависимости от среды некоторые типы клеток и ядер гетерокариона (или клетки с определенным сочетанием ядерных типов) получают преимущество и размножаются интенсивнее прочих. Поэтому длительные или непрерывные культуры грибов иногда подвергаются «ползучему» внутреннему отбору (постепенному изменению).

При благоприятных обстоятельствах отдельные клетки различных гетерокариотных типов и одноядерные клетки можно изолировать и размножить. Отбор одноядерных зачатков после нормальной споруляции или манипуляции типа удаления или разрушения целых ядер позволяет исследовать гомокариотичное потомство или, наоборот, испытывать случайные или целенаправленно полученные ядерные комбинации. В коло-

ниях на твердых питательных средах расщепление гетерокариотичных талломов нередко заметно в виде пятен («сальтации»), однако этот признак может быть и морфологическим проявлением мутаций.

Парасексуальность

«Парасексуальность» противопоставляется обычному половому развитию грибов, которое ведет к кариогамии, редукционному делению и у высших грибов к половому спороношению.

Гифообразные соединительные мостики между клетками или гифами разных талломов (анастомозы) и слияние голых протопластов обеспечивают переход или обмен ядер. Если последние генетически идентичны, такой процесс последствий не имеет. Объединение генетически различных ядер в одном протопласте соответствует гетерокариозу. С незначительной вероятностью при этом происходит их слияние. Морфологически парасексуальность не проявляется, т. е. не ведет к половому спороношению, как при обычном спаривании ядер с предшествующей соматогамной копуляцией. Ядра, ставшие парасексуально диплоидными, как правило, нестабильны; чаще всего они гаплоидизируются путем хромосомной элиминации или выталкивания частей хромосом. Как исключение, осуществляется мейотическая редукция числа хромосом (без спорообразования).

При парасексуальном цикле происходят такие же генные рекомбинации, как и при нормальном половом развитии. Парасексуальность наблюдалась только в лаборатории, однако предполагается, что играет определенную роль и в природе (например, у *Fungi imperfecti* — высших грибов без естественного полового размножения).

Прикладная микология

Грибы осуществляют значительную часть постоянно происходящих в природе превращений. Их «польза» и «вред» оцениваются в основном антропоморфно, и первые же примеры помогут еще раз это осознать. Тем не менее желание использовать грибы, а также предотвратить или уменьшить наносимый ими вред вполне законно.

Дерматофиты — это родственные между собой патогенные для кожи *Onygenales* (Ascomycetes) и *Moniliales* (Deuteromycetes). Они, несомненно, вредны для человека и животных, однако в природе разлагают кератин. Соответственно мы должны относиться к ним дифференцированно и устранять с одежды и из мест купания, но не стремиться «санировать» гнезда свободноживущих птиц, содержащие наряду с прочим материалом перья (кератин).

Спорынья *Claviceps purpurea* (ср. рис. 143, с. 256) поражает рожь и другие злаки, а кроме того, ядовита. Этот гриб настолько активно искореняли, что он уже практически не наносит ущерба сельскому хозяйству и не вызывает отравлений. С другой стороны, его склероции («рожки») раньше собирали и до сих пор ими заражают целые поля для получения препаратов, без которых вряд ли можно обойтись в современном акушерстве. Здесь, как и в случае дерматофитов, очевидны как польза, так и вред одних и тех же таксонов.

Алкалоиды спорыньи сейчас отчасти получают с помощью лабораторных культур другого вида (*Claviceps paspali*) путем химических превращений продуктов ферментации. Штаммы этого гриба продуцируют также предшественник диэтиламида лизергиновой кислоты (LSD), который раньше считался ценным лекарственным средством, однако из-за своего наркотического действия приобрел дурную славу и, как и некоторые другие перспективные препараты, во избежание неприятностей уже не производится солидными фирмами. Источниками галлюциногенных веществ служат мексиканские виды *Psilocybe* (псилоцибин, псилоцин — ср. рис. 58, с. 104) и мухомор *Amanita muscaria* (оба таксона — представители базидиомицетов порядка *Agaricales*).

На первый взгляд нам неважно, какие виды грибов вегетируют в почве, так как рост и жизнедеятельность там большинства из них как будто незаметны или в крайнем случае полезны, поскольку эти «безвредные» компоненты экосистем подавляют развитие патогенов или других вредных организмов. В деталях же такие взаимоотношения могут быть весь-

ма сложными. Они важны практически, например в фитопатологии, поскольку влияют на развитие инфекций у растений.

Среди почвенных грибов получил известность продуцирующий афлатоксин штамм вида *Aspergillus flavus*. Если последний инфицирует земляной орех (плоды *Arachis hypogaea*) или сходный субстрат, могут пострадать люди и животные (микотоксикозы, см. с. 145). К токсигенным относятся примерно 150 видов почвенных «плесневых грибов», из которых многие — убиквисты. Пока *Sporothrix schenckii* (телеоморфа — аскомицет *Ceratocystis stenoceras*, Eurotiales) обитает в почве, на колючках растений или на крепежном лесе, он интересует лишь немногих специалистов. Масовая же инфекция, как в 1945 г. на рудниках Витватерсранда (ЮАР) с более чем 1500 случаями споротрихоза, привлекла внимание всего мира.

Незаметное существование большинства почвенных грибов позволяет на время забывать, как быстро могут распространяться и размножаться головчатая плесень (Mucorales, Zygomycetes) и другие «сахарные грибы» при наличии подходящего источника углерода. Другие, не столь часто встречающиеся виды этой группы (*Cunninghamella*, *Syncephalastum*) разлагают или преобразуют даже нафталин и другие углеводороды.

Стоит привести экологический пример, не описываемый категориями пользы или вреда. Определенные насекомые разводят настоящие «грибные сады» и выращивают в них «амброзиевые грибы», которые в этих условиях образуют специфические органы, подходящие для питания их хозяев (бромации, см. с. 56). Насекомые так ухаживают за этими грибами (некоторые из них относятся к аскомицетам, другие — к базидиомицетам, но большинство — к дейтеромицетам с неизвестными родственными связями), что те развиваются как монокультуры. Этому, по-видимому, способствуют антибиотики с антибактериальным и антигрибным действием. Из одного такого базидиомицета (*Lepiota* sp., Agaricales), ассоциированного с муравьем-листорезом *Cyphomyrmex costatus* (Attinae), выделен антибиотик лепиохлорин.

Практическое применение. Грибы на службе человека

Без всякого нашего содействия грибы участвуют в жизненно важных для всех организмов превращениях, например разрушают органические остатки, что ведет к их минерализации и образованию гумуса. Без лишайников (см. с. 16 и 247) немыслима пионерная растительность. Даже патогенность не всегда нежелательна: паразиты паразитов полезны. Ниже на примерах показано, как человек целенаправленно использует особенности грибов.

Съедобные грибы

Сбор и использование. Грибы, как и многие растения, с незапамятных времен собирались и использовались в пищу человеком. За исключением

тяжелых периодов, в которые они отчасти заменяют основное питание, их разным образом приготовленные плодовые тела служат прежде всего вкусным гарниром. Их питательность незначительна, но по содержанию минеральных веществ и витаминов они равноценны овощам (табл. 17). В то же время из-за относительно тяжелой усвояемости грибы не годятся для диетической пищи.

Таблица 17. Питательная ценность разных продуктов

Продукт питания	Вода %	Белок %	Липиды %	Угле- воды %	Калорийность, ккал (кДж) на 100 г	
Сыр (нежирный)	52	37	5	3	205	(860)
Куриное яйцо	73	14	11	1	164	(685)
Телятина (постная)	75	20	1	1	90	(375)
Пикша (рыба)	82	17	1	—	82	(340)
Сало (свиное)	4	—	95	—	886	(3700)
Свекловичный сахар	1	—	—	99	396	(1650)
Картофель	75	2	—	21	92	(385)
Морковь	87	1	1	9	49	(205)
Плодовые тела разводи- мого шампиньона	89	5	—	5	40	(165)

Ароматические вещества многих грибов не только высоко ценятся гурманами, но и определяют соответствующую рыночную цену, причем на последнюю влияет редкость некоторых видов и трудность их сбора. Дорогими деликатесами считаются на Западе произрастающие под землей трюфели (*Tuber*) (рис. 128, с. 241); в Японии еще дороже стоят грибы мацутакэ (*Armillaria matsutake*). Большим спросом пользуются не часто встречающиеся надземные плодовые тела сморчков (*Morchella*) (рис. 127, В, с. 240) и лопастников (*Helvella*). Они, как и трюфели, относятся к аскомицетам, тогда как большинство других съедобных и ядовитых видов — базидиомицеты.

На Тайване, наряду с другими видами, в пищу используется *Ustilago esculenta* — головневый гриб, развивающийся на водяном рисе (*Zizania latifolia*). Как еще один курьез можно упомянуть три ржавчинных гриба, якобы считающихся съедобными в Индии: эцидиальную форму *Russinia caricis* на крапиве *Urtica parviflora*, *Chrysomyxa woroninii* (эцидии) на *Picea alba* и *Ravenelia esculenta* на *Acacia eburnea*.

Многие сами ищут грибы, чтобы употребить их в пищу. При этом следует руководствоваться не чувствами, а надежными знаниями: не все, что опасно, пахнет так отвратительно, как веселка (*Phallus impudicus*, рис. 172). Некоторые грибы представляют угрозу для здоровья и даже жизни, но только непосвященных. Имеются многочисленные часто прекрасно изданные определители съедобных и ядовитых грибов (например, Moser, 1978). Однако даже советы по «технике безопасности» (Flammer, 1980; ср. приложение к книге) не способны полностью устра-

нить риск. Так, наступающий через 6—10 ч после еды понос может сопровождать отравлению мухомором.

Выращивание грибов. Из съедобных грибов разводят прежде всего шампиньон двуспоровый (*Agaricus bisporus*, ср. с. 285). В зависимости от местных условий субстратами для него служат разные типы навоза и соломы (в Восточной Азии часто используют рисовую солому, в Северной Америке — кукурузную, в Европе — конский навоз), к которым примешивают до 20% шерстяных и других текстильных отходов, древесную щепу или сходные продукты, иногда минеральные удобрения.

Этот материал компостируют, и компостом заполняют плоские портативные ящики. Компостирование, заключающееся преимущественно в бактериальном сбраживании, удаляет из среды растворимые сахара и другие легко ассимилируемые компоненты, тогда как белки, целлюлоза и прежде всего лигнин в значительной мере сохраняются. Этими веществами шампиньон, в противоположность большинству других микроорганизмов, может питаться. При современных методах быстрого компостирования несколько дней поддерживается температура выше 60° С, при которой большинство насекомых погибает. Дополнительная стерилизация компоста, как правило, не требуется.

Чистая культура в виде дикариотичного мицелия шампиньона обрастает в лабораторных условиях влажные зерна злаков или сходные частицы. Ее смешивают с компостом в ящиках, которые затем размещают на многоэтажных стеллажах в климатических камерах.

При обычных условиях инкубации (температура около 24° С, влажность воздуха примерно 60%) гифы быстро разрастаются. Развитие плодовых тел стимулируется нанесением поверх компоста слоя тяжелой земли, заселенной микроорганизмами, которые и играют в этом процессе главную роль. Хороший рост плодовых тел обеспечивается высокой относительной влажностью (около 95%) и температурой ниже 22° С; возникающий СО₂ должен частично удаляться вентиляцией. Точное знание и соблюдение оптимальных условий, выбор подходящих штаммов и правильная организация позволяют получить хороший урожай: через несколько недель образуется до 100 кг плодовых тел на 1 м³ компоста, т. е. соответственно 14 кг на 1 м² культуральной поверхности. Во всем мире в 1980 г. примерно 200 000 работников выращивали около 800 000 т шампиньонов (в 1950 г. их мировая продукция составляла 53 000 т), в том числе только 10% в Германии и 1% в Швейцарии. По вкусу эти грибы не уступают дикорастущим близким видам (луговому, лесному шампиньонам) и всегда реализуется за хорошие цены (в розничной продаже в 1980 г. от 6 до 9 немецких марок за 1 кг).

Современное разведение шампиньонов требует значительных капиталовложений (машины для компостирования, климатизация и т. д.) и в Европе и Северной Америке осуществляется практически только на крупных предприятиях.

Заботы и опыт специалистов-грибоводов снижают масштабы возможных потерь. Несмотря на это, в культурах шампиньонов развиваются другие микроорганизмы и иногда возникают настоящие эпидемии, которые губят урожай или делают плодовые тела невзрачными и соответственно непригодными для продажи. К патогенам, наряду с бактериями и иногда встречающимися миксомицетами и вирусами, относятся прежде всего несовершенные грибы, предположительно родственные *Нуроскреа-сеае* (*Sphaeriales*, *Ascomycetes*): *Mycogone*, *Verticillium* (бурая пятнистость,

сухая гниль), *Dactylium* («мучнистая роса», мокрая гниль), *Fusarium* (полегание).

Для *Pleurotus ostreatus* (вешенки устричной), *Kuehneromyces mutabilis*, *Pholiota nameko* и некоторых других съедобных грибов (все это базидиомицеты) разработаны свои методики культивирования, однако для начала их рентабельного производства в Европе и Северной Америке спрос (еще?) слишком незначителен. В то же время только в Японии ежегодно кроме шампиньонов выращивается 100 000 т грибов. В Восточной Азии их списки вместе с *Agaricus bisporus* возглавляют *Lentinus edodes* (сиитаке), *Flammulina velutipes* (особенно в Японии, где высоко ценятся длинные ножки этого гриба), *Volvariella volvacea* и виды *Auricularia*. Как добавки к супам и соусам используют выращенные в погруженной культуре грибные мицелии, которые содержат те же ароматические вещества, что и плодовые тела.

Рециклизация

В Германии ежегодно образуется около 3×10^7 т бытового мусора (а) и отходов сельского и лесного хозяйства (б) ($a:b \geq 5:1$); половина этого количества (а древесина и солома — почти на 100%) состоит из трех главных компонентов: целлюлозы (35—50%), гемицеллюлозы (25—45%) и лигнина (15—35%). Желательно избавляться от отходов, как можно меньше загрязняя окружающую среду и извлекая из них большую часть накопленной энергии и углерода, особенно органических соединений. Однако и сейчас их чаще всего непосредственно сжигают или захоранивают необработанными, не получая в последнем случае даже энергии, как при сжигании.

Грибы в сочетании с другими организмами позволяют предложить альтернативные подходы. Разведение на мусоре съедобных грибов и кормовых дрожжей — один из путей рециклизации, но в общей сложности так перерабатывается не более 2% органических отходов.

В одной из рек, загрязненной сульфитными стоками, в массе растут оомицет *Leptomitus lacteus* (Saprolegniales) и бактерия *Sphaerotilus natans*, также образующая крупные, нитчато-войлочные, прикрепленные, разбухшие колонии. Их части отрываются от субстрата, особенно зимой, и попадают в виде хлопьев или более крупных скоплений в неглубокое водохранилище площадью 43 га, расположенное в 8 км ниже по течению. Примерно с середины декабря там держится много водных птиц; большинство мелких водоемов в окрестности к этому времени замерзает. В январе 1969 г. здесь насчитано 6230 лысух. Они питаются практически исключительно *Leptomitus*. За несколько лет численность зимующих здесь птиц благодаря такому обильному корму более чем удвоилась. Однако водохранилище остается сильно загрязненным тяжелыми металлами и эвтрофированным, что в долгосрочной перспективе должно вредить птицам (по Hölzinger J.: Anz. orn. Ges. Bayern 11 [1972], 168—175).

При разложении природных макромолекул грибы предпочтительны из-за своей высокой ферментативной активности; к тому же их целлюлазы и другие ферменты чаще, чем у бактерий, выделяются из клеток. Такие

Таблица 18. Микробные методы рециклизации (примеры)

Метод	Исходный материал	Ферментирующие организмы [участие грибов: -, + или ++]	Продукт, результат и т. д.; примечания
Запахивание	Солома, опилки и др.; основной компонент: органические полимеры	Микроорганизмы почвы [+]	Хорошее разложение параллельно разрыхлению почвы (рекомендуется для влажных, тяжелых грунтов); действие часто нельзя оценить количественно (растения используют CO ₂ из воздуха и не зависят от углерода почвы); на легких, сухих почвах нежелательно
Компостирование	Любые органические остатки; зеленые (азотсодержащие) части растений стимулируют процесс	Спонтанно увеличивающиеся популяции почвенных организмов [+]	Перегной, богатый гумусом и питательными веществами; необходимо много пространства и времени; внесение удобрений и оптимизация условий ускоряют процесс
Получение биогаза	Навозная жижа, сточные воды; в зависимости от особенностей метода небольшое количество измельченных твердых веществ	Анаэробные бактерии (например, в очистном иле), образующие кислоты и метан [-, но предварительные аэробные этапы возможны с участием грибов] <i>Agaricus bisporus</i> и родственные виды <i>Agaricus</i> [+ +]	Газовая смесь 70% CH ₄ и 30% CO ₂ (топливо); остаток — ценное удобрение (из-за обеднения углеродом менее «острое», чем исходный материал)
Выращивание грибов	Компост из конского навоза с добавкой органических отходов (до 20%) Увлажненная солома с добавкой питательных веществ	<i>Pleurotus ostreatus</i> [+ +]	Съедобные плодовые тела; остатки субстрата можно использовать как удобрение Съедобные плодовые тела; остатки субстрата можно использовать как удобрение (аллергии?)
Получение кормовых дрожжей	Сульфитные стоки целлюлозно-бумажных предприятий с добавкой питательных веществ	<i>Candida utilis</i> , другие дрожжевые грибы или дрожжи [+ +]	Кормовые дрожжи, сухой корм
Процесс «Рекі-іо»	—//—	<i>Raecilomyces variotii</i> [+ +]	Сухой корм, содержащий грибной мицелий
Метод «Natick»	Предварительно обработанные отходы целлюлозы	<i>Trichoderma viride</i> ; 1-й этап: предкультура [+ +]; 2-й этап: смесь ферментов, полученная на 1-м этапе [-]	Неочищенный раствор глюкозы после отфильтровывания ферментов и твердых остатков; цена за 1 кг в 10%-ном растворе ок. 0,8 марок

экзоферменты можно, если нужно, изолировать от их продуцентов (например, от токсичного мицелия) и использовать в бесклеточных системах. К полезным продуктам рециклизации относятся не только целые клетки (белок одноклеточных организмов, см. с. 134), используемые в пищу или на корм животным, но также сахар и спирты. При получении «биогаза» грибы можно использовать на предварительной стадии разрушения полимеров (образование метана осуществляется анаэробно бактериями). Обрисованные на приведенном выше примере водохранилища и другие сходные проблемы, по-видимому, типичны для рециклизации. Белок хорошего качества (с благоприятным аминокислотным составом) могли бы дать дрожжи и дрожжевидные грибы; однако у них, как правило, отсутствуют экзоферменты для разложения целлюлозы, крахмала и т. д. Тяжелые металлы, яды, ароматические вещества (компоненты с приятным запахом и вкусом типа нуклеотидов и глутаминовой кислоты или же зловонные и плохие на вкус соединения), цена и даже предрассудки потенциальных покупателей — все это играет определенную роль; например, «дрожжи», широко используемые в приготовлении пищевых продуктов, будут легче восприняты в качестве продовольствия, чем бактерии, которые связываются неспециалистами преимущественно с гниением и болезнями. Некоторые примеры приведены в табл. 18.

Ферментационные процессы с использованием грибов

Возможно, уже в доисторические времена человек наблюдал процессы брожения и пользовался их продуктами. В хлебопечении повсеместно использовалось кислое тесто; сейчас оно еще применяется некоторыми домохозяйками и специализированными пекарнями. Для этого сохраняют небольшую порцию хлебного теста, где содержатся и размножаются прежде всего дрожжи и молочнокислые бактерии. Непосредственно перед следующей выпечкой их смешанная популяция стимулируется мукой, молоком и теплом к быстрому размножению. В Восточной Азии ту же функцию выполняет кодзи¹: консервированная популяция, начинающая брожение (кодзи содержит также гифообразующие грибы). Так, при изготовлении сакэ *Aspergillus oryzae* дает амилазу, осахаривающую рисовый крахмал, после чего начинается спиртовое брожение с помощью дрожжей. Процесс длится несколько недель. В Японии сейчас под контролем государства продается свободная от бактерий закваска сакэ-кодзи. В целом наряду с промышленной стандартизированной ферментацией в Восточной Азии гораздо шире, чем в Европе и Северной Америке,

¹ Выделяемую из этой закваски (kōji) кислоту в отечественной литературе называют «койевой», т. е. подразумевается, что сам грибок называется «койи», однако это результат неверного прочтения латинской транскрипции японского слова. Правильный вариант «кодзи», следовательно, соответственно «кодзиевая кислота». — Прим. ред.

применяется спонтанное сбраживание пищевых продуктов, основанное на вековых традициях. «Заквасками», среди прочих, служат: *Rhizopus oligosporus* (Mucorales, Zygomycota) в индонезийском темпехе; *Aspergillus oryzae* и осмофильные дрожжи *Saccharomyces rouxii* в мисо (суповая заправка на основе соевых бобов) в Японии, Китае и на Филиппинах; *Monascus purpureus* в анг-каке; два вида дрожжей, мицелиальный гриб и бактерия в сёю (соевом соусе).

Остановимся подробнее на некоторых ферментационных процессах с участием грибов. В основном они восходят к древней традиции, однако некоторые были развиты в более позднее время на научной основе.

Сыр. Брожение при изготовлении сыра (и вина) и в наше время еще кое-где предоставлено случаю. Наряду с молоком для него необходимы бактерии; они сохраняются главным образом в деревянных сосудах и размножаются в присутствии молока как субстрата. В спонтанных культурах встречаются и дрожжи. Для двух типов сыра необходимы определенные грибы. *Penicillium camemberti* вызывает характерные преобразования внешних слоев сыров камамбер и бри, образуя на них белый войлочный налет. *Penicillium roqueforti* нуждается в малом количестве кислорода, выносит высокие концентрации двуокиси углерода и должен добавляться к молоку только при пуске новых сыроварен. Вскоре его очень легкие конидии появляются в атмосфере и засевают все вокруг. Особенно хорошо этот гриб растет в созревающем сыре, образуя внутри рокфора и других «голубых» сыров целые гнезда синезеленых колоний.

Сейчас для приготовления бактериальных сыров (эмментальского, тильзитского и т. д.) повсюду, где вследствие большого масштаба производства риск должен быть сведен к минимуму, микроорганизмы добавляют к молоку целенаправленно. Посевной материал может быть чистой культурой, контролируемой или случайной смешанной популяцией. Дрожжи и дрожжевидные компоненты при спонтанных ферментациях представлены видами *Trichosporon*, *Debaryomyces*, *Kloeckera* и др.

Вино. Ягоды винограда несут на своей поверхности, наряду с другими микроорганизмами, ферментирующие дрожжи, так что отжатое сусло начинает бродить без дополнительного воздействия на него. Этому процессу могут препятствовать прежде всего нежелательные дрожжи, дрожжевидные грибы и бактерии. Чтобы исключить риск, сейчас чаще всего искусственно засевают сусло требуемыми культурами. Применяемые расы — практически исключительно штаммы *Saccharomyces cerevisiae* (раньше этот вид называли *S. ellipsoideus*) — добавляют к свойствам винограда свои собственные и в значительной мере определяют качество вина. Портвейн и херес иногда «дображивают» дрожжами *Hansenula* и *Kloeckera*. В восточноазиатском сакэ содержание спирта достигает 20%, возможно, вследствие особой устойчивости к нему местных рас *Saccharomyces cerevisiae* ("*Saccharomyces sake*"); их ферменты после отмирания клеток, по-видимому, защищены взвешенными в ферментационной жидкости частицами крахмала, поэтому сохраняют активность (сакэ затем филь-

труют и содержание спирта в нем устанавливается на уровне 16,5—15,5%).

Пиво. Пивоварение, как и винокурение,— уважаемое традиционное искусство. Как правило, оно сильнее индустриализовано, и дрожжевой компонент здесь имеет еще большее значение (штаммы *Saccharomyces cerevisiae*, в том числе расы, ранее именовавшиеся “*S. carlsbergensis*”). Быстро сбраживающие сусло крупные дрожжевые клетки за короткий срок повышают содержание в нем спирта. Слишком интенсивное размножение нежелательных организмов («диких» дрожжей, бактерий, дрожжевидных грибов) предотвращается повышенной тщательностью при работе. Ферментация происходит при температуре 2—8° С, что связано с летучестью этилового спирта и поддерживает на низком уровне содержание образующихся «сивушных масел» (многоатомных спиртов); многие пивоварни и сейчас работают с открытыми бродительными чанами, другие — с закрытыми сосудами и лишь отдельные с герметичными резервуарами. Крупные дрожжевые клетки вскоре оседают, а меньшие остаются во взвеси и продолжают брожение после сливания молодого пива в емкости для хранения. В отличие от широко распространенных «недобродивших» сортов пива, у «перебродивших» (например, пшеничного, английского эля) основная часть дрожжевых клеток удаляется с пеной.

Пекарские дрожжи. В хлебопечении раньше использовали определенные слои осадка, выпадающего при пивоварении. Однако уже давно применяются и особые методы выращивания и штаммы дрожжей. Их оптимальные пекарские свойства, например высокий выход CO_2 (разрыхление теста) и способность ароматизировать выпечку, лишь частично заменимы химикалиями (например, бикарбонатами).

Ферменты. Штаммы *Aspergillus* образуют пектиназы, прежде всего на твердых питательных средах. Максимальный выход достигается при больших поверхностях, т. е. хорошей аэрации. Чтобы подавить рост нежелательных микроорганизмов, субстраты (обычно в открытых сосудах) засевают избытком конидий. Сходным путем получают амилазы, протеазы и некоторые другие ферменты; после водной экстракции они поступают в продажу как растворы или твердые вещества (как правило — смеси). Они используются, например, для приготовления виноградного сока, а также в кожевенной, текстильной промышленности и других отраслях переработки природного сырья.

Глюконовая кислота. *Aspergillus niger* и его мутантные штаммы, а также другие виды *Aspergillus* и *Penicillium* образуют за короткое время в сильно кислом растворе (рН 2,0—1,8) глюконовую кислоту. Такие культуры мало подвержены заражению. Предварительно полученное «мицелиальное покрывало», выросшее, например, в процессе производства антибиотиков, инкубируется с 10—20%-ным раствором глюкозы при перемешивании и аэрации. Одно и то же «покрывало» может несколько раз подряд давать выход свыше 90% теоретического (каждая инкубация — длительностью 24—48 ч).

Другие низкомолекулярные метаболиты. Прежде всего следует упомянуть четыре антибиотика. Пенициллин из *Penicillium chrysogenum* (синоним — *P. notatum*) получают сейчас с выходом более 10 г/л; только в США его ежегодная продукция оценивается примерно в 1000 т, что соответствует 200 000 международных единиц пенициллина G на каждого жителя планеты. Часть этой продукции перерабатывается в «полусинтетические» пенициллины. Виды *Acremonium* дают два антибактериальных антибиотика: цефалоспорин и фузидиновую кислоту. Практически неядовитый, применяемый орально гризеофульвин из *Penicillium griseofulvum* применяют при трудноизлечимых микозах (например, ногтей) и особенно при обширных дерматофитиях. Первые качественно сравнимые синтетические противогрибные средства появились в продаже лишь недавно, через 20 лет после гризеофульвина.

Методы производства оптимизированы для одного вида грибов в случае каждого антибиотика, кроме пенициллина (два вида), однако все они образуются и другими организмами (например, фузидиновая кислота и пенициллины — дерматофитами, сходные антибиотики — штаммами *Streptomyces*). В целом биосинтетические возможности грибов гораздо шире.

Так, лимонную кислоту получают из *Aspergillus niger* или продуцентов пенициллина, итаконовую кислоту — из *Aspergillus glaucus* (Hyphomycetes, Fungi imperfecti), рибофлавин (порядка 6 г/л) — из *Ashbya gossypii* или *Eremothecium ashbyi* (Endomycetales), D-молочную и фумаровую кислоты — из *Rhizopus oryzae* (Mucorales, Zygomycetes). Представители порядка Mucorales используются также для промышленного ферментативного производства каротиноидов, причем триспоровая кислота (ср. рис. 65, с. 118) стимулирует их синтез. Наконец, упомянем уже десятилетия применяемые чаще всего стереоспецифичные биологические преобразования, ведущие, в частности, к сердечным гликозидам и стероидным гормонам. Только в связи с превращениями циклических нестероидов Кислих указывает свыше 600 штаммов грибов из почти 200 родов, тогда как бактерий и других организмов, участвующих в таких реакциях, известно примерно втрое меньше.

Белок одноклеточных организмов (БОО) — это один из ожидаемых от микробиологии вкладов в мировую продовольственную программу. Особо богатые белком водорослевые, бактериальные и грибные клетки должны быть приспособлены и использованы для питания человека и животных. Источником энергии для водорослей служит солнечный свет, а для гетеротрофов — органические вещества (ср. табл. 18). Одно время пытались получать БОО, используя в качестве сырья нефть. Наряду с хорошо изученными в этом плане бактериями (*Pseudomonas* и др.), преобразовывать углеводороды способны настоящие дрожжи из родов *Hansenula* и *Pichia*, дрожжевидные дейтеромицеты *Candida lipolytica*, другие виды *Candida*, *Kloeckera* и *Torulopsis*, а также некоторые мицелиальные аскомицеты и зигомицеты. При этом некоторые штаммы (и мутанты) специали-

зированы на коротко-, длинноцепочечных или ароматических фракциях нефти. Микробиологические преобразования требуют эмульгирования с безуглеродным питательным раствором, сильной аэрации, большой поверхности раздела между нефтяной и водной фазами (пенистой консистенции), очистки конечных продуктов. Для аэрации и перемешивания эмульсий необходимы большие объемы ферментеров и много энергии. К почти доведенным до производственной стадии, технически осуществимым методам сейчас утрачен интерес промышленности в связи с резким сокращением запасов сырья (нефти) и его подорожанием. Остались знания и опыт микробного преобразования липофильных и других необычных материалов. Сегодня с помощью этих методов стремятся расширить использование органических отходов (рециклизация, см. с. 130 и далее) и освоить более дешевые источники углерода.

Грибы как патогены вредителей растений

Beauveria bassiana заражает и убивает насекомых нескольких родов; сходными свойствами обладают *Metarhizium anisopliae* и некоторые другие Moniliales (Fungi imperfecti). Попытки использовать их для борьбы с вредителями иногда увенчивались успехом (как и применение бактерии *Bacillus thuringiensis*). Значительные трудности обусловлены здесь особенностями патогенов. Лишь в исключительных случаях удастся получить достаточное для заражения популяции вредителя количество инокулята. Если применяемый гриб должен сперва размножиться, это, как правило, требует массового развития хозяев (вредителей).

Вред грибов и его предотвращение

Заселение грибами всех доступных субстратов неизбежно ведет к повреждению природных продуктов, поэтому необходимо по возможности препятствовать их поселению или развитию на них. Более сложные взаимоотношения возникают при поражении грибами других живых организмов, поскольку системы хозяин — паразит включают по меньшей мере два переменных компонента. Вмешательство человека должно обеспечивать оптимальное существование хозяина и элиминацию приспособившегося к нему патогена. Если хозяин — сам человек (медицинская микология) или домашнее животное (ветеринарная микология), паразита стремятся уничтожить путем обработок (терапии); важна также профилактика. При грибных болезнях растений обычно не лечат отдельные их экземпляры (исключения — ценные породы деревьев и др.), а предотвращают или снижают ущерб с помощью профилактических мероприятий.

Порча пищевых продуктов

Гниль плодов. Среди любых созревающих плодов отдельные экземпляры всегда повреждены (насекомыми, механически) и по этой или дру-

гим причинам (анатомия, частичный автолиз, прочие случаи ослабленного состояния) заселяются грибами. Последние, размножаясь, продолжают свое развитие как до, так и после сбора урожая, инфицируя во время хранения соседние здоровые плоды.

Примеры возбудителей гнили плодов, клубней и т. д.:

Spongospora subterranea (Plasmodiophoromycetes) на клубнях картофеля;

Phytophthora infestans (Peronosporales, Oomycetes) на клубнях картофеля, томатах и т. д.;

Rhizopus nigricans (Mucorales, Zygomycetes) на батате (*Ipomoea batatas*) в тропиках и субтропиках;

виды *Penicillium*, например *P. digitatum*, *P. expansum*, *P. italicum* и другие несовершенные грибы, родственные Eurotiales (Ascomycetes), на многих фруктах, в том числе южного происхождения (апельсинах, лимонах и т. п.);

виды *Sclerotinia*, включая *Monilinia* (Leotiales, Ascomycetes), на семечковых, косточковых и др.; анаморфы: *Monilia* (например, кольцевая гниль плодов), *Botrytis* (листовая плесень, серая гниль винограда, гниль лука и т. д.).

Многие возбудители гнили плодов — факультативные паразиты зеленых растений, что взаимосвязано с их фитопатологией. Некоторые их свойства одновременно важны для паразитизма (биология распространения, ферментативное действие). Они могут зимовать не в природных рефугиях, а на хранящемся посевном материале.

Молоко. Для многих микроорганизмов коровье молоко — хорошая питательная среда. Микробное заражение начинается в сосковых проходах вымени; при отсутствии контрмер вскоре размножаются стрептококки, молочнокислые и другие бактерии, «молочная плесень» *Geotrichum candidum* (теломорфа: *Dipodascus geotrichus*) и другие типичные для данного субстрата мицелиальные и дрожжевые грибы, иногда также образующие плесневые налеты или пленки. Наряду с относительно безвредными организмами, к которым относятся помимо названных выше представители родов *Penicillium*, *Aspergillus* и *Cladosporium* (Moniliales, Deuteromycetes), попадающие в молоко из атмосферы или с вымени, здесь нередко обнаруживаются потенциальные возбудители коровьих маститов; из грибов это, например, виды *Candida* (дрожжевидные дейтеромицеты), *Pichia* и другие настоящие дрожжи (Saccharomycetaceae, Endomycetales), а также, как исключение, *Cryptococcus neoformans* (ср. табл. 19, 1—2, с. 148 и далее).

Мясо. Порча мяса и рыбы, отравление ими, а также колбасой, появление неприятных запахов и т. д. связаны с бактериями. Однако грибы также заселяют эти субстраты. Часть из них растет, хотя и медленно, даже при обычных температурах холодильников (4—6° С), слишком медленном замораживании или других его нарушениях. На мясе, наряду с некоторыми Fungi imperfecti, чаще всего встречаются *Mucor*, *Rhizopus*, *Thamnidium* и другие Mucorales (Zygomycetes); некоторые из них высевают на нем специально для быстрого размягчения (например, говядины для бифштексов в США). Среди грибов, заселяющих вяленое мясо и копченую колбасу, иногда попадаются продуценты токсинов. Вообще спонтанное появление грибов на мясе служит индикатором условий, при которых на

нем может оказаться много гнилостных бактерий, включая токсинообразующие виды. Однако обычно даже на испорченном мясе грибы не развиваются.

Профилактика. Методы хранения и консервирования — всегда компромиссные решения, поскольку направлены на предотвращение не только порчи продуктов нежелательными микроорганизмами, но и вообще изменения их исходного качества. Общие условия складирования фруктов включают достаточную аэрацию малоподвижным свежим воздухом, устранение контакта между отдельными экземплярами, удаление пораженных плодов и т. д. Апельсины, бананы, яблоки и многие другие продукты часто закладывают на хранение и транспортируют, добавляя противогрибные вещества. Применение синтетических фунгицидов (например, дифенила) постоянно вызывает споры, однако в настоящее время, по-видимому, неизбежно. Другие пищевые продукты (мелкие плоды, рыбу и многое другое) также продолжают консервировать химическим путем. В большинстве стран законодательно строго ограничен выбор консервантов, и они должны указываться на товаре. Из безвредных химических веществ сохранение сходного в известном смысле с природным качества обеспечивают уксусная и молочная кислоты. В квашеной капусте спонтанное развитие *Lactobacillus* приводит к высокой кислотности; недавно этот процесс (молочно-кислое брожение) стали применять для консервирования различных фруктовых и овощных соков. Грибы, хотя и менее чувствительны к кислой среде, чем вредные бактерии, в этом случае также практически не развиваются.

В некоторых процессах рост микроорганизмов подавляют, уменьшая доступность жидкости в консервируемом материале (повышая осмолярность раствора), например, добавляя большие количества сахара (мармелад, сироп) или поваренной соли (рыба, огурцы), высушивая продукт на воздухе (сухофрукты, сушеные овощи, вяленое мясо, изюм) или промышленным способом (например, сухое молоко).

Из современных методов быстрое замораживание и хранение при температурах не выше -20°C позволяет в значительной степени сохранить аромат и консистенцию продукта. То же можно сказать о вакуумной упаковке при сильно пониженном давлении кислорода. Уперизация (кратковременная высокотемпературная обработка) отчасти заменяет варку, пастеризацию (нагревание до не более 100°C) и стерилизацию (обработку высокой температурой в течение длительного времени).

Ни один из методов хранения не подходит для всех продуктов, поэтому решение должно приниматься для каждого отдельного случая и требует знания дела и ответственности. Иногда происходит изменение органолептического качества, наблюдается развитие анаэробных бактерий, в частности видов *Clostridium*, чреватое тяжелыми отравлениями (например, ботулизмом), и т. д. Из грибов аскомицет *Byssosclerotium fulva* (Eurotiales; анаморфа: *Paecilomyces*) выдерживает высокие температуры и способен расти при пониженном давлении O_2 и высоком содержании в среде

CO₂; он встречается в термически обработанных и герметично закрытых консервах. Уперизация применима только в случае жидкостей (молоко, фруктовые соки и т. д.). Удаление воды в основном не влияет на содержание зачатков, но подавляет их развитие, например осмофильных дрожжей на изюме, осмофильных мицелиальных видов на мармеладе и семенах. В случае молока рекомендуется либо скорейшее употребление без каких-либо предварительных консервирующих обработок, либо стерилизация и герметичная упаковка. На практике поступают в зависимости от обстоятельств (продажа незапечатанного охлажденного свежего молока, пастеризованного и уперизованного питьевого молока в бутылках или картонных пакетах; гомогенизированного, термически стерилизованного продукта). Если в коммерческих масштабах на молокозаводах его потери от порчи можно ощутимо сократить, в домашнем хозяйстве они по-прежнему не поддаются никакой оценке.

Большинство мероприятий, обеспечивающих сохранность молока, мяса и аналогичных продуктов, в отличие от плодов, направлено против бактерий. Однако неблагоприятные внешние факторы (загрязнение, влажность, вредные дозы консерванта и т. д.) иногда усиливают свое воздействие за счет поселения грибов.

В некоторых процессах, например, при уксуснокислом брожении в подсоленной среде, подавление роста вредных микроорганизмов требует определенного времени. Образованные ими до этого ферменты, в том числе и высвобожденные автолитически, при определенных обстоятельствах еще сохраняют свое действие (вызывая, скажем, размягчение консервированных огурцов).

Разрушение грибами древесины

Различные грибы разрушают мертвую древесину живых деревьев, проникая в центральный цилиндр чаще всего через поражения коры (стволовые гнили, возбуждаемые, например, опенком *Armillariella mellea*¹ — Agaricales, Basidiomycetes). Другие виды заселяют преимущественно заготовленную древесину (штабельные гнили: например, *Lenzites* — Agaricales, Basidiomycetes), а некоторые даже специализируются на деревянных постройках (например, домовый гриб *Serpula lacrymans*). Повреждения ими отрицательно влияют на прочность (важную в строительстве) и внешний вид (фанеровка) материала.

Как субстрат древесина содержит лишь следы доступных питательных веществ. Разложение клеточных стенок требует особых ферментов. Недостаток кислорода, высокое содержание двуокиси углерода, неизбежно образуемой организмами во время роста, а также низкая влажность среды осуществляют дальнейший жесткий отбор соответствующих гри-

¹ См. примечание к с. 72.

бов, из которых большинство относится к базидиомицетам; на древесине встречаются и аскомицеты, в том числе вызывающие ее окрашивание (например, посинение: *Chaetomium globosum*, Sphaeriales).

Если лигнин клеточной стенки не разложен или разложен лишь незначительно, древесина приобретает буроватую окраску и иногда распадается как бы на кубики (красные, бурые, деструктивные гнили, вызываемые, например, березовой губкой *Piptoporus betulinus*; неясна роль *Heterobasidion annosum*). Другие грибы прежде всего разрушают лигнин, приводя преимущественно к белым (коррозионным) гнилям; к ее возбудителям относятся, в частности, плоский трутовик (*Ganoderma applanatum*), виды *Fomes*, разноцветная кожистая губка (*Trametes versicolor*); в экспериментальных условиях часто используется *Phanerochaete chrysosporium* (анаморфа: *Sporotrichum pulverulentum*).

Большой практический интерес вызывают в настоящее время грибы, разрушающие лигнин, лигноцеллюлозу и целлюлозу (ср. «Рециклизация», с. 130 и далее); наряду с этим повреждения грибами древесины всегда требовали огромного внимания. Профилактические меры принимаются на всех этапах ее заготовки: рубка в холодное время, ускоренная распиловка на бревна и доски, предпочтение пород с твердой, т. е. более устойчивой к грибам древесиной, аэрируемое хранение при максимальном снижении контакта пиломатериалов с почвой и друг с другом в штабелях (прокладка мелкими планками). Древесину, которая будет подвергаться воздействию неблагоприятных погодных условий (телеграфные столбы, железнодорожные шпалы и т. д.), особым образом пропитывают, а в строительном деле часто дополнительно защищают путем покраски, обжигания или лакировки.

Разрушение текстиля и сходных изделий

Шерсть, лен, хлопок, кожа, как и практически все прочие материалы растительного и животного происхождения, могут ферментативно разрушаться грибами. Чаще всего это аскомицет *Chaetomium globosum* (Sphaeriales), *Myrothecium*, *Trichoderma* и многие другие Fungi imperfecti (*Aspergillus*, *Penicillium*, *Alternaria*, *Stemphylium*, *Gliocladium*, *Cladosporium* и т. д.). Наиболее важны здесь обладающие высокой ферментативной активностью, быстрорастущие убиквисты, тогда как специализированные Basidiomycota преобладают лишь в особо благоприятных для них условиях (ср. с. 139 «Разрушение древесины»).

Для своего роста и разрушающего действия эти неприхотливые грибы нуждаются в минимуме влажности. Если такое условие выполнено, они заселяют также бумагу, веревки и сходные материалы, бедные питательными веществами. Аскомицет *Pyronema domesticum* (Pezizales) растет, в частности, на влажных стенах. Нередко в таких местообитаниях несколько видов грибов вместе с бактериями образуют пионерное сообщество.

Сухость и хорошая аэрация чаще всего обеспечивают удовлетвори-

льную сохранность материала. В особых случаях его дезинфицируют и обрабатывают фунгицидами. Следует также препятствовать заселению грибами жилых помещений (стен, мебели). Правда, шансы на то, что аллергенные или патогенные виды и восприимчивые к ним люди окажутся вместе, невелики (исключения — больницы, особенно стационары интенсивного лечения, операционные), однако в любом случае оптимальные условия жизни человека не такие, как у грибов. Обстановку мало улучшит истребление грибных налетов; оздоровить ее позволят прежде всего увеличение сухости, изоляции и аэрации.

Грибы как возбудители болезней растений

Ущерб, наносимый грибными болезнями культурных растений, ежегодно исчисляется во всем мире миллиардами марок. Такие эпифитотии могут и сегодня быть причиной голода или усугублять бедственное положение развивающихся стран. Даже самые осторожные оценки говорят об уничтожении болезнями 10—20% потенциального урожая; без контрмер масштабы этих потерь резко возросли бы.

Грибы, — бесспорно, основные патогены культурных растений. Из 162 их серьезных заболеваний в Центральной Европе 135 (83%) вызываются грибами, а остальные бактериями и вирусами. Наряду с участием в разложении органического вещества это значение грибов для человека следует считать важнейшим.

Формы паразитизма. Паразитические грибы бывают экто- и эндопаразитами. Эктопаразиты (например, мучнисторосяные виды — *Erysiphales*, *Ascomycetes*) распространяются по ассимилирующим частям растений (преимущественно по листьям), внедряются в клетки хозяина только специализированными органами (например, гаусториями; см. рис. 21, с. 51 и рис. 129, Д, с. 243) и спороносят на его поверхности. Многочисленные эндопаразиты также выносят свои спороношения наружу, прорывая покрывающие их растительные ткани или прорастая через устьица, однако их таллом разрастается внутри хозяина — в его межклетниках (интерцеллюлярно), клеточных стенках или внутри клеток (интрацеллюлярно).

Различают три типа возбудителей болезней.

Облигатные паразиты (облигатно биотрофные грибы) поражают только живые ткани. Они не растут на обычных питательных средах в лаборатории. Частичная имитация природных условий (например, культуры тканей из клеток хозяина) лишь в исключительных случаях удовлетворяет их требованиям. Во многих случаях облигатные паразиты повреждают растение-хозяина лишь незначительно: партнеры пришли в ходе совместной жизни к компромиссу, ведь со смертью хозяина должен погибнуть и паразит. К таким грибам относятся важнейшие для экономики патогены растений, способные за короткое время вызывать панфитотии, например базидиомицет *Russinia graminis* (черная ржавчина злаков) и оомицет *Peronospora tabacina* (ложная мучнистая роса табака).

Факультативные паразиты также поражают живые ткани, но выживают и после отмирания хозяина и могут расти на лабораторных питательных средах. К ним относятся многочисленные аскомицеты, образующие во время паразитической фазы бесполое спороношение, а позже, на отмершем хозяине — половое, например возбудитель парши яблони *Venturia inaequalis* (Dothideales).

Некротрофные грибы (пертофиты) не способны непосредственно поражать здоровые ткани. Сперва они заселяют отмершие их участки, а затем расширяют свое жизненное пространство, отравляя прилегающие части растения. Иногда их токсины переносятся по сосудам хозяина и вместо расширения очага инфекции (например, у основания стебля) сначала наблюдается поражение далеко отстоящих от него органов (например, увядание или некроз листовых пластинок). Среди пертофитов известны представители нескольких классов и переходы к факультативному паразитизму.

Выбор хозяина и органоспецифичность. Фитопатогенные грибы различны по специфичности выбора хозяина. В целом паразиты теснее связаны с ним, чем пертофиты, однако в обеих группах есть исключения. Так, среди облигатно биотрофных возбудителей настоящей мучнистой росы (Erysiphales, Ascomycetes), наряду с видами, встречающимися только на одном виде или расе хозяина, известны и такие, которые поражают растения из разных порядков, причем без каких-либо закономерностей в их выборе (например, *Erysiphe orontii*). По интенсивности поражения различают основных и побочных хозяев. На первых паразитизм проявляется в полной мере, только здесь гриб нормально спороносит; на побочных хозяевах он, если и спороносит, то скудно или вообще находится в угнетенном состоянии. Разнохозяйные ржавчинные грибы (Uredinales, Basidiomycetes) демонстрируют особый случай выбора хозяев. Они нуждаются для своего развития в двух видах из совершенно различных групп растений, например, гаплофаза *Puccinia graminis* (ср. с. 292 и далее) — в барбарисе (Polycarpaceae), а дикариофаза — в злаках (Glumiflorae). В пределах каждой ядерной фазы большинство ржавчинных грибов строго специфично в выборе хозяина.

Некоторые паразитические грибы предпочитают отдельные органы растения, нередко — части цветков. Так, различные головневые (Ustomycetes) и аскомицет *Claviceps purpurea* (пурпурная спорынья) инфицируют только завязи, другие головневые (например, *Ustilago violacea*) и дейтеромицет *Botrytis anthophila* (Moniliales) — тычинки. Сосудистые патогены типа *Verticillium albo-atrum* могут нарушать движение соков внутри хозяина, вызывая его внезапное отмирание. Однако многие грибы заселяют органы растения неспецифично и иногда, как возбудители плодовой гнили, прорастают все его ткани.

Патогенез. Инфекционная болезнь растения обычно протекает в три фазы. Сперва возбудитель (гриб) проникает в ткань. Паразиты используют для этого устьица или прорывают инфекционными гифами кутику-

ду (ср. например, рис. 21, с. 51), а пертофиты внедряются через поранения поверхности. Во время второй фазы гриб распространяется по растению. При этом оно начинает реагировать на инфекцию, и становятся заметными ее симптомы. Третья фаза соответствует полной картине болезни: гриб развивает органы спороношения; для проявления симптомов важны реакции хозяина.

Тяжелые заболевания — это часто результат многочисленных единичных инфекций; особенно злостные паразиты быстро образуют последовательные спороношения и в результате за короткое время рассеивают огромное количество инфекционных зачатков.

Ущерб для хозяина связан с извлечением из него питательных веществ (иногда различимым внешне, например, при исчезновении крахмальных зерен), но прежде всего — с действием выделяемых грибом метаболитов, которые нарушают обмен веществ растения. Это может вести к отмиранию клеток (локальным или обширным некрозам), потере ими тургора (увяданию и т. д.), или же, наоборот, к усилению роста и ускорению клеточных делений, что выражается в утолщении ткани (гипертрофии) или аномальном ветвлении (например, ведьмины метлы). Ведьмины метлы вызываются прежде всего некоторыми представителями Taphrinales (Ascomycetes) и Uredinales (ржавчинных базидиомицетов). Часто нормальный ход развития нарушается за счет подавления образования цветков, и больные растения остаются стерильными. Если в третьей фазе болезни спороношения паразита прорываются наружу сквозь эпидерму, та сильно повреждается и соответствующий орган хозяина может быстро засохнуть.

В различные фазы болезни возможно излечение или ограничение поражений. Если у хозяина необычно толстая, устойчивая кутикула, инфекция иногда сама собой прекращается (устойчивость к проникновению). Образующиеся как реакция на паразита лигнитубер, пробковая ткань или противогрибные метаболиты замедляют и иногда останавливают его распространение (устойчивость к распространению, иммунитет). В случае облигатных паразитов быстрое отмирание при взаимодействии с ними клетки хозяина (некротическая реакция) равноценно истощанию источника питательных веществ; эта реакция еще действеннее, если в ней участвуют целые группы клеток. К симптомам, связанным с реакциями хозяина, относят некроз побегов, листовую пятнистость, ожог при антракнозах и т. д.

Предотвращение и снижение ущерба. Ущербу, наносимому болезнями растений, могут с успехом противостоять три группы мероприятий. Правильные обработка почвы и внесение удобрений повышают сопротивляемость культурных растений. Важны также выведение и подбор подходящих сортов. Селекция направлена, например, на повышение устойчивости потенциальных хозяев к проникновению и распространению патогенов или на усиление сверхчувствительности, ведущей к их некротической изоляции; иногда хватает сдвига во времени восприимчивой фазы разви-

тия растения, чтобы она больше не совпадала с массовым развитием его паразита.

Третья область — это применение химических средств защиты растений, т.е. воздействие непосредственно на возбудителей их болезней. Фунгициды (убивающие грибы препараты, ср. с. 102) часто содержат ионы меди, цинка, ртути и — реже — других тяжелых металлов, связанные с органическими соединениями. Сера или ее органические соединения действуют на грибы сами по себе или в сочетании с вышеупомянутыми элементами, например как металлдитиокарбаматы. Масштабы использования техники и персонала для опрыскивания, опыливания и фумигации фунгицидами культурных растений в открытом и закрытом грунте огромны. Эти средства отчасти обладают профилактическим действием и должны применяться по возможности непосредственно перед ожидаемыми инфекциями; отчасти же они подавляют рост грибов, особенно эктопаразитов (ср. с. 141), уже поселившихся на хозяине. Наряду с обычными препаратами для поверхностного опрыскивания (в основном профилактическими) применяются и «системные» фунгициды, проникающие в растение (например, через почву в корни или же непосредственно через листья) и распространяются внутри него. Они должны быть очень токсичными для соответствующего гриба, слабо или совсем не токсичными для хозяина и безвредными для животных и человека. С их помощью возможны не только профилактика, но и подавление уже широко распространившегося в хозяине паразита. Значительные успехи в борьбе с болезнями растений достигнуты в полеводстве. Не столь оптимистично обстоит дело с защитой деревьев; в частности, отмирание вязов в Великобритании (см. с. 21 и далее), несмотря на вложение значительных средств, так и не удалось остановить.

В совокупности фунгициды, а также химические средства борьбы против вредных насекомых, клещей, нематод, сосущих насекомых и т. д. (инсектициды, акарициды, нематициды, афициды) называют «пестицидами». Их пользу, как и необходимость защиты растений для обеспечения человечества пищей, трудно переоценить. Наряду с антиинфекционной эффективностью при использовании пестицидов важно учитывать соображения защиты окружающей среды и общей безопасности. Это особенно относится к препаратам, накапливающимся в «пищевых цепях» (например, остатки химического вещества в воде → водоросли → мелкие водные животные → рыбы и птицы → человек). Возможное решение проблемы — применение средств, которые в природе не достигают высоких концентраций и быстро разлагаются или переходят в безвредную форму, так что аккумуляция их, например, в жировых отложениях позвоночных, невозможно. Этот вопрос стоит значительно острее в случае инсектицидов. Химики давно пытаются, например, повысить действенность ионов металлов путем сочетания их с органикой или достичь тех же эффектов с не содержащими металлов соединениями. Так, критически оценивается фунгицидное применение иона меди, накапливаемого в теле

животных, и в меньшей степени — серы. Быстро разлагаться в природе способны, наряду с некоторыми синтетическими органическими соединениями, природные средства защиты растений, образуемые самими живыми организмами, в том числе грибами и другими микробами (биогенные фунгициды и инсектициды). Давно известны инсектициды растений (*Deris*, *Pyrethrum*); уже свыше 20 лет в японском рисоводстве применяются четыре продукта, получаемые при промышленной ферментации с участием штаммов *Streptomyces* — антибиотики бластицидин S, касугамицин, полиоксин и валидамицин. Однако уже отмечена полевая устойчивость к касугамицину у дейтеромицета *Pyricularia oryzae* (Moniliales) — возбудителя гнили узла метелки риса. Антибиотики не занимают среди фунгицидов какого-либо особого положения. Биогенные вещества нельзя также считать а priori безвредными для человека — стоит вспомнить об известных каждому ядовитых растениях и грибах. Так, даже пиретрин опасен для человека и рыб, а попытки применить для защиты растений некоторые другие природные антибиотики (помимо перечисленных), например антимицины, циклогексимид, глиотоксин и трихотецин, потерпели неудачу именно из-за их токсичности. Разработка биогенных средств защиты растений требует уточнения задач (например, задержка развития, частичное подавление или уменьшение кладок вместо уничтожения всех насекомых) и основательных дорогостоящих исследований. Соответствующие проекты находятся лишь на начальных стадиях своего осуществления.

Во многих странах применение даже чисто фунгицидных антибиотиков в сельском хозяйстве вообще запрещено. К тому же сильную конкуренцию им составляют синтетические препараты, которые, само собой, также приспособляются к современным требованиям.

Грибы как возбудители болезней человека и животных

Различают три основных типа прямого поражения человека и животных грибами: отравление их метаболитами (мицетизм, микотоксикоз), сверхчувствительность к неядовитым веществам грибного происхождения (микогенная аллергия) и инфекции (микозы). При микозах токсичное и аллергенное действия часто также играют определенную роль.

Мицетизм

Отравления грибами объясняются действием их токсичных пептидов из первично ядовитых или испорченных при неправильном хранении или приготовлении плодовых тел на пищеварительную, нервную системы или менее специфично на клетки и ткани тела. Мицетизм можно отчасти предотвратить разъяснительной работой с населением, расширением и пропагандой служб «грибных консультаций». Несмотря на это, ежегодно регистрируется множество отравлений (ср. приложение).

Микотоксикозы

Сущность микотоксикозов в том, что токсинообразующие грибы загрязняют или заселяют органы растений, например цветки, плоды или листья, продуцируя при этом или уже во время хранения урожая ядовитые вещества, действующие и после его переработки в корма или продовольствие. В противоположность мицетизму, в случае микотоксикозов грибы съедаются не сознательно, а представляют собой незаметный, неожиданный компонент пищи. Это касается и отравления спорыньей (эрготизма). Хотя склеротии *Claviceps* (см. рис. 143, с. 256) сами по себе хорошо различимы, после помола зерна в хлебе их уже не разглядеть невооруженным глазом, а к нагреванию ядовитые вещества спорыньи, как и некоторые другие микотоксины, относительно нечувствительны. Чаще всего среди микотоксикозов встречаются афлатоксикозы, вызываемые афлатоксинами (например, рис. 60, А, с. 110) или близкими к ним метаболитами (например, стеригматоцистином, верзиколорином) *Aspergillus flavus*, других видов *Aspergillus* или иногда *Penicillium*. Эти грибы встречаются в дробленом арахисе и сходной растительной пище. У человека афлатоксикозы иногда приводят к поражению печени, при длительном воздействии яда могут провоцировать канцерогенез, а для птенцов различных пернатых чреваты летальным исходом. У домашних животных также известны микотоксикозы (подробнее см. Gedek, 1980). Продуценты ядов,— как правило, аскомицеты или дейтеромицеты, чаще всего *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium*, *Pithomyces*, *Stachybotrys* и *Myrothecium*. Микотоксины относятся к разным классам веществ (ср. с. 108 и далее); наряду с упомянутыми соединениями можно назвать цитринин, декумбин, фумагиллин, фумигатин, патулин, роридин, веррукарин и многие другие метаболиты (см., например, Ciegler et al., 1971; Kadis et al., 1972; Gedek, 1980), образуемые более чем 150 видами грибов. Кроме того, к ним, возможно, следует добавить множество токсичных и поэтому обычно не используемых в медицине антибиотиков.

Микогенные аллергии

Кожа и слизистые оболочки людей с особыми предрасположенностью или анамнезом необычно сильно реагируют на воздействие определенных частиц или веществ. Симптомы типа сенной лихорадки, отчасти совпадающие с астматическими, примерно в 20% случаев вызываются, наряду с прочим, и грибными спорами, а в 3—6% случаев — исключительно ими. Эти споры (чаще всего конидии обычных сапробионтов-убиквистов) служат носителями аллергенов, которые до сих пор ни у одного гриба непосредственно не выделены. По-видимому, здесь, как и у пыльцы, речь идет о белках, тем более что грибными спорами можно также вызывать диагностически ценные, специфичные кожные реакции, соответствующие иммунологической модели антиген (здесь — аллерген) — антитело. Кожные реакции основаны на действии гистаминов или других медиаторов, высвобождаемых в присутствии аллергена. Кроме упомянутых симптомов, при аллергиях нередко воспаляется кожа и поражается пищеварительный тракт.

Часто аллергенное действие отмечается у дейтеромицетов *Cladosporium herbarum*, *Alternaria tenuis*, *Aspergillus fumigatus*, головневых грибов, зигомицета *Rhizopus* (Mucorales), *Aessosporon salmonicolor* (Basidiomycota, анаморфа: *Sporobolomyces*), реже — у других представителей названных и иных родов (в целом называют порядка 200 видов). Диагностике и врачебной помощи может способствовать сам пациент (выявление аллергенов, наблюдения за реакциями и т. д.).

Микозы человека

Все чаще и, вероятно, все в более тяжелой форме в последние десятилетия встречаются прежде всего «вторичные микозы», т. е. грибные инфекции, которым предшествуют «первичные» (фоновые) болезнь или поражение. Особенно широко распространились и прежде частые кандидозы, но возросло также число случаев сравнительно редких, однако более опасных аспергиллезов и других «плесневых микозов». Основной причиной этого считается увеличение предрасполагающих к ним факторов.

Наряду с этим не утратили значения и «первичные микозы»: примерно пятая часть населения планеты страдает от микозов стоп, велика (исключительно или преимущественно в Америке) заболеваемость кокцидиодозом, паракокцидиодозом, бластимикозом и гистиплазмозом, которые угрожают жизни пациентов, но успешно лечатся прежде всего в США и некоторых странах Южной Америки.

В табл. 19 приводятся возбудители микозов человека в соответствии с их систематическим положением. Более подробные сведения о них можно найти в ряде учебников (Conant et al., 1971; Emmons et al., 1977; Rippon, 1974; Vanbreuseghem et al., 1978; Seeliger, Heimer, 1981) и монографий.

Терминология и этиология. «Микозы» — это общее название всех инфекционных заболеваний, вызываемых грибами. Отдельные микозы (табл. 19, столбец 3) этиологически определены по Грумбаху (Grumbach, 1969). Возбудителем у конкретного пациента обычно служит единственный штамм гриба, однократно инфицировавший человека; встречаются и смешанные заражения, в том числе грибами и бактериями; чаще всего поражается кожа между пальцами. Этиологический агент определенного микоза — либо один паразитический вид (например, табл. 19, столбцы Б—В, строки 6, 16—20, 22, 24—26), либо группа близких организмов (строки 1, 2, 7—15), однако мицетому (мадурскую стопу, строки 3—5) вызывают несколько не всегда родственных между собой таксонов. Клиническая картина и ее этиология определяются условно на основе лечебно-дидактического опыта. Главное при этом, например, вызываются ли изменения в легких мицелиальным грибом *Aspergillus*, дрожжевидным грибом *Candida* или же гифообразующей бактерией *Nocardia* (порядок Actinomycetales).

Правда, клинические картины (табл. 19, столбец 3) сильно варьируют в зависимости от таких факторов, как фоновое заболевание, локализация очага или тяжесть поражения. Так, различными «клиническими типами» аспергиллозов считают: локализованные поражения кожи, бронхоэктатические формы, аспергилломы, инвазивное поражение легких и т. д., а при кандидозах различают инфекции слизистой оболочки (молочницу), в том числе бронхов и влагалища, микозы ног-

Таблица 19. Важные возбудители микозов человека

Возбудитель				
[a]	Телеоморфа [б]		Анаморфа [в]	Географическое распространение [г]
1	Базидиомицеты	<i>Filobasidiella neoformans</i>	<i>Cryptococcus neoformans</i> (серотипы А и D)	Космополиты, но встречаются неравномерно
2		<i>Filobasidiella bacillospora</i>	<i>C. bacillosporus</i> (= <i>C. neoformans</i> серотипы В и С)	
3	Аскомицеты и дейтеромицеты	Различные аскомицеты	<i>Madurella</i> spp., др. гифомицеты, <i>Pyrenochaeta romeroi</i>	Космополиты, несколько преобладают в тропиках
4		<i>Leptosphaeria senegalensis</i>		
5		<i>Petriellidium boydii</i>	<i>Scedosporium apiospermum</i>	
6		<i>Ceratocystis stenoceras</i>	<i>Sporothrix schenckii</i>	Космополит
7		Различные Sphaeriales	<i>Phialophora</i> spp.; сходные, отчасти родственные грибы	Космополиты (болезнь чаще в тропиках и субтропиках)
8				
9		Различные Eurotiales	<i>Aspergillus fumigatus</i> Другие виды <i>Aspergillus</i> , <i>Penicillium</i> и др. «плесневые грибы»	Космополиты
10				
11				
12	<i>Arthroderma</i> spp.	<i>Trichophyton</i> spp. (включая <i>Keratinomyces</i>)	Космополиты (за некоторыми исключениями)	
13	<i>Nannizzia</i> spp.	<i>Microsporum</i> spp.		
14		<i>Epidermophyton floccosum</i>		

Сапробный резервуар [д]	Способ заражения [е]	Характер роста в ткани [ж]	Болезнь [з]
Почва, помет птиц и летучих мышей	Вдыхание	Почкующиеся клетки	Криптококкоз
Почва, древесина, другие части растений	Инокуляция под кожу или глубже	Граны (радиально растущие колонии с плотно сцементированными гифами)	Мицетома (эвмицетома)
Растения (шипы), почва	Инокуляция под кожу	Почкующиеся клетки	Споротрихоз
Древесина, другие части растений, почва	Инокуляция	Гифы — темные, септированные, «фумагоидные тельца»	Хромомикоз
Самые обычные грибы с широкой экологической амплитудой	Вдыхание Инокуляция, иногда при несчастных случаях	Светлые септированные гифы	Аспергиллез (включая аспергиллому): местные и генерализованные формы
Почва (геофильные дерматофиты); животные (зоофильные дерматофиты); только человек (антропофильные дерматофиты)	Часто через инфицированные кожные чешуйки или волосы	Светлые септированные гифы, часто расчленяющиеся на таллоконидии	Дерматофития

Продолжение таблицы 19

Возбудитель				
[a]	Телеоморфа [б]	Анаморфа [в]	Географическое распространение [г]	
15	<i>Anixiopsis</i> spp. (включая <i>Keratinophyton</i>)	<i>Chrysosporium</i> spp.		
16	<i>Emmonsia capsulata</i>	<i>Histoplasma capsulatum</i> var. <i>capsulatum</i> , <i>H. capsulatum</i> var. <i>duboisii</i>	Космополит, но в некоторых регионах отсутствует	
17	Аскомицеты и дейтеромицеты	<i>Ajellomyces dermatitidis</i>	<i>Zymonema dermatitidis</i>	Северная Америка, Африка
18			<i>Paracoccidioides brasiliensis</i>	Южная Америка
19			<i>Loboa lobo</i>	Америка (?)
20			<i>Coccidioides immitis</i>	Северная Америка (ЮЗ), Южная Америка (С)
21			<i>Candida albicans</i> , другие виды <i>Candida</i>	Космополиты
22		<i>Malassezia furfur</i>	Космополит	
23	Зигомицеты	Различные Mucorales		Космополиты
24		<i>Basidiobolus meristosporus</i> и/или <i>B. hapto-</i> <i>sporus</i>		Космополиты (?) в тропиках и субтропиках
25		<i>Entomophthora coronata</i>		Космополит
26	?	<i>Rhinosporidium seeberi</i>	Космополит в тропиках	

Сапробный резервуар [д]	Способ заражения [е]	Характер роста в ткани [ж]	Болезнь [з]
Почва, например, под пометом летучих мышей	Вдыхание, инокуляция (?)	Почкующиеся клетки	Гистоплазмоз (классическая и африканская формы)
Почва (?), части растений (?)	Вдыхание	Почкующиеся клетки	Бластомикоз
Растения (?), почва (?)	Инокуляция (?)	Почкующиеся клетки	Паракокцидиоидоз
?	?	Почкующиеся клетки	Лобомикоз
Почва пустынь, остатки растений (?)	Вдыхание	Спорангии (сферы) в мокроте	Кокцидиоидоз
Животные, человек и их окружение	Эндогенно	Почкующиеся клетки, псевдогифы, гифы	Кандидоз
(Только у человека)	Чешуйки кожи	Почкующиеся клетки, гифы	Разноцветный (отрубевидный) лишай
Самые обычные грибы с широкой экологической амплитудой	Вдыхание	Несептированные гифы	Мукоромикоз
Водная среда (?)	?	»	Базидиоблез
Водная среда (?), насекомые (?)	?	»	Энтомофтороз
Водная среда (?)	?	Спорангии в пораженных местах	Риноспоридиоз

тей, кожно-генерализованные и гематогенно-диссеминированные (системные) микозы, иногда с метастазами и очагами в органах и многие другие типы. Более или менее различны и проявления большинства прочих микозов.

Эпидемиология (ср. табл. 19, столбцы Г—Е). Большинство возбудителей микозов человека и животных — космополиты. К эндемикам, географическое распространение которых ограничено, относятся наряду с упомянутыми выше американскими грибами (табл. 19, строки 17—20) два африканских вида *Trichophyton* и южнотихоокеанский *Trichophyton concentricum*, вызывающий черепитчатую дерматофитию (токелау).

Распространение грибов-возбудителей осуществляется иногда при непосредственном контакте; так можно заразиться зоофильными дерматофитами, в частности *Microsporum canis*, от кошек, собак или других домашних животных (последние заражаются от хищников) и *Trichophyton verrucosum* от крупного рогатого скота («телячий лишай»). Реже патогены переносятся между людьми: *Microsporum canis* и антропофильный *M. audouinii*, распространяемые с инфицированными волосами, и сейчас вызывают небольшие эпидемии в детских садах и школах; кандидобаланиту может дать начало вульвовагинит половой партнерши.

Многие дерматофитии обычно распространяются «грибками стоп» (в основном *Trichophyton rubrum*, *T. mentagrophytes* и *Epidermophyton floccosum*; см. рис. 184, 185, с. 303 и далее). Каждый человек постоянно теряет тончайшие чешуйки кожи, которые при микозах стоп могут содержать грибные гифы. Попадая на стопы босых здоровых людей, патоген может развиваться сразу, но, как правило, его зачатки оседают в носках или обуви и вызывают инфекцию в благоприятных условиях (влажность, тепло), которые очень часто возникают между пальцами ног, где и развивается большинство первичных очагов эпидермофитий стопы. Эти микозы могут заноситься и на другие части тела (например, через царапины в область паха).

С зараженными чешуйками кожи на постельном белье и одежде предположительно переносится *Malassezia furfur*. При обработке голыми руками содержащей кератин и населенной микроорганизмами почвы возможна «микроспория садовников» (*Microsporum gypsum*).

У других микозов также экзогенное происхождение (табл. 19, столбцы Д, Е); немногие из них представляют собой раневые инфекции (строки 3—6, 11, 18), большинство — респираторные. Резервуары и пути заражения для ряда тропических микозов до сих пор не выяснены.

Патогенез. Развитию почти всех микозов, по-видимому, способствуют предрасполагающие факторы. Необходимой предпосылкой для развития болезни они служат только при вторичных микозах, тогда как при первичных лишь влияют на ее течение (тяжесть). К предрасполагающим фоновым нарушениям или первичным поражениям при вторичных микозах относятся: гипо- и агаммаглобулинемии (а также квашиоркор с общим дефицитом белка), сахарный диабет, длительный прием антибиотиков с широким спектром действия и других синтетических препара-

тов, лечение иммунодепрессантами (при аллергиях, астме, трансплантации органов и т. д.), кортикостероидная терапия, оральная контрацепция, истощающие болезни типа туберкулеза, алкоголизма и прочие ослабленные состояния.

В типичном случае инфекция подразумевает вдыхание зачатков с последующим заселением бронхов или легких (иногда только бронхиального секрета без проникновения в ткань), поражение слизистых оболочек (кандидозы, см. табл. 19, строка 21, отчасти также строки 18, 19, 24—26) или кожи, чему способствует ее мацерация (при купании, мытье посуды). Подавляющее большинство возбудителей, даже попав на «правильное» место восприимчивого в принципе хозяина, не находит подходящих для себя условий. Часто численности зачатков не хватает для заражения (единичных клеток достаточно только в случае *Coccidioides*), или же они не выдерживают общей защитной реакции организма (его клеток, мерцательного эпителия) на инфекцию, и она не развивается. Кроме того, иммунные реакции не дают распространиться по организму проникшим в него патогенам. И все же люди и животные заболевают микозами, когда механизмы устойчивости или иммунитета не справляются с возбудителем болезни. Шансы заражения большинством микозов, по-видимому, присутствуют постоянно: каждый из нас ежедневно может быть неоднократно инфицирован *Candida albicans*, *Aspergillus fumigatus* или каким-либо патогенным представителем Мисогасеае. При таких постоянных контактах даже крепкий человек может заболеть, однако, скорее всего в незаметной, субклинической форме, ведущей к развитию иммунитета. При благоприятных обстоятельствах и неоднократных слабых инфекциях даже кокцидиоидоз проявляется в виде относительно легких неспецифичных симптомов, напоминающих грипп («калифорнийская лихорадка»).

Диагностика. Поскольку никаких уникальных для «микозов» признаков нет, диагностика требует взаимосоответствия клинических проявлений (симптомов, часто неспецифичных), локализации возбудителя («нативный препарат», в котором, например, жизненная форма гриба позволяет судить об инвазивном росте) и его природы (определение в чистой культуре). При поверхностных микозах несложно взять пробы для микроскопического исследования и культивирования. Если разработаны серологические методы, они могут усилить подозрение, подтвердить или уточнить определение, но лишь в редких случаях заменить все это. В одном учебнике внутренних болезней микозы не выделяют в отдельную главу; для облегчения «дифференциальной диагностики» отдельные их клинические типы упоминаются в разделах о лихорадке, поносе, изменениях в легких и т. д.

Профилактика и терапия. Чтобы защитить новорожденных от кандидоза, если обнаружены его возбудители, влагалище матери перед родами обрабатывают противогрибными средствами, а грудного ребенка в первые дни жизни тщательно наблюдают и при необходимости лечат. Однако позже он должен выработать собственные специфичные к *Candida* γ-

глобулины, а для этого необходим контакт с потенциальным возбудителем.

Микозы стоп при высокой опасности инфекции (в общественных местах для купания) можно предупредить путем личной гигиены и дезинфекции ног. Хождение босиком создает неблагоприятные для патогенов условия между пальцами ног; хотя стопы при этом открыты, такая практика обеспечивает определенную защиту против «грибка». В других случаях профилактические мероприятия более основательны; в эндемичной области кокцидиоидоза во время бурь не выходят из помещений; если же без этого не обойтись, следует защищаться от инфекции простой респираторной маской. Если бы население мест, где распространены мицетомы, одевалось по-европейски, случаев инфекции стало бы исчезающе мало; в существующих условиях, которые, возможно, не изменятся, ранние диагностика и лечение позволили бы избежать доведения «мадурской стопы» до такого состояния, когда единственным выходом для больного останется ампутация.

К важнейшим методам лечения относятся следующие. Местная терапия рекомендуется при чисто поверхностных четко ограниченных в распространении микозах (ее следует продолжать после исчезновения симптомов еще столько же, сколько потребовалось до этого). При обширных дерматофитиях кожи, волос или ногтей, а также при неэффективности местной терапии (обязательна идентификация возбудителя в чистой культуре!) прописывается пероральный прием гризеофульвина. Наблюдалось излечение споротрихоза и хромомикоза при иодтерапии (без непосредственного подавления возбудителя за счет действия на эндокринную систему). При их диссеминированных, генерализованных формах сейчас применяют амфотерицин В, рекомендуемый в сходных ситуациях и при паракокцидиоидозе; лечение или улучшение «нормально тяжелых случаев» достигается сульфонамидами. Развитие дрожжевых и других грибов на слизистых оболочках, включая пищеварительный тракт, подавляют нистатином, который, как и амфотерицин, относится к полиеновым антибиотикам. Амфотерицином В, применение которого требует специальной подготовки врача и соответствующей лаборатории, в последние два десятилетия с удовлетворительными результатами лечатся глубокие американские микозы, гистоплазмоз и криптококкоз. Для защиты от грибной инфекции при трансплантациях, лечении астмы и других вмешательствах, ведущих к снижению иммунной активности пациента, разработаны новые синтетические препараты, применение которых обещает быть перспективным и в случае микозов, борьба с которыми пока не ведет к стопроцентному успеху (ср. рис. 56, *И—Л*, с. 97). Возможно, шансы победить аспергиллез и мукормикоз увеличиваются, а лечение других микозов в ближайшем будущем облегчится.

Микозы животных

Среди возбудителей поверхностных микозов человека некоторые дерматофиты широко распространены также у животных с шерстью или перьями (когтями, копытами и т. п.), но не только у них. *Trichophyton mentagrophytes* — второй по частоте встречаемости дерматофит человека — очень часто обнаруживается у мышей, наносит ущерб шиншилловым фермам и через домашних животных попадает в наше непосредственное окружение. *Microsporum canis*, обычно бессимптомно обитающий в шкуре некоторых животных, может вызывать дерматозы у них же и у других видов, включая человека. *Trichophyton verrucosum* — наиболее частый возбудитель кожного микоза *Tinea corporis* у сельского населения — чаще всего переходит на человека с крупного рогатого скота («телячий лишай»); *Microsporum nanum* встречается у людей редко, но в некоторых областях част у свиней.

Среди возбудителей глубоких, генерализованных микозов человека у животных широко распространена *Candida albicans*. Экономически ощутимые потери вызвал на одной гусиной ферме кандидобаланит. Грызуны системно заболевают кокцидиозом, криптококкозом, гистоплазмозом и споротрихозом. Лобомикоз известен у дельфинов, а бластомикоз — у собак. Иногда у высших животных наблюдаются болезни, неизвестные у человека. Так, лимфангит, вызываемый видом *Histoplasma farciminosum*, родственником возбудителю гистоплазмоза, выявлен у лошадей, мулов и ослов, а питириспориоз (результат поражения грибом *Pityrosporum pachydermatis*, близким к возбудителю «нашего» отрубевидного лишая) — у собак, крупного рогатого скота, лошадей, свиней и носорогов.

В выпусках 17 и 18 журнала “Berliner und Münchner Tierärztliche Wochenschrift” (Band 93, 1980, с. 321—360) можно найти обзор проблем и решений, привлекающих в настоящее время пристальное внимание специалистов по микозам животных.

Завершая тему, перечислим еще несколько патогенных для животных таксонов грибов и грибоподобных протистов; в некоторых случаях дополнительная информация о них содержится в следующей части этой книги.

Oomycetes: *Achlya*, *Saprolegnia* (рыбы, другие водные животные), Lagenidiales (мелкие водные животные);

Zygomycetes: Entomophthorales (насекомые), Amoebidiales (эктопаразиты ракообразных и водных насекомых), Harpellales, Zoopagales;

Ascomycetes — Deuteromycetes; *Cordyceps* (все виды, за исключением нескольких паразитов грибов, поражают насекомых или их личинки), *Arthrobotrys* (нематоды, мелкие почвенные животные), *Dactylaria*, *Beauveria*, *Metarhizium* (насекомые, иногда другие мелкие животные);

Laboulbeniomycetes (насекомые).

Система грибов и грибоподобных протистов

Лишенные хлорофилла, эвкариотные, талломные, по крайней мере на каком-то отрезке жизни образующие клеточную стенку организмы, по историческим, дидактическим и практическим соображениям объединяемые понятием «грибы», таксономически можно рассматривать прежде всего на уровне отделов (ср. рис. 2, с. 19). При этом их формы с подвижными зачатками (слизевики и «низшие грибы») вместе с водорослями и простейшими относятся к царству «протистов» или «протоктистов». Согласно современным взглядам, отделы грибоподобных протоктистов филогенетически независимы друг от друга, и каждый из них мог бы считаться самостоятельным царством (Leedale, 1974; Margulis, 1976; Whittaker, 1969). «Высшие грибы», т. е. организмы, споры которых всегда неподвижны (Zygomycota, Ascomycota и Basidiomycota, включая лишайниковые грибы и Deuteromycota), составляют одну эволюционную линию и образуют царство “Fungi” (настоящие грибы, грибы в узком смысле слова). Предполагают их происхождение от Chytridiomycota; возможно, эти грибоподобные протоктисты родственны грибам в той же мере, что и простейшие (Protozoa) — животным (Animalia), а зеленые водоросли (Chlorophyta) — растениям (Plantae) — (ср. рис. 1, с. 12).

Номенклатура. Названия даются грибам согласно международным номенклатурным правилам для растительного царства (Stafleu et al., 1972). Они подчиняются принципу систематической иерархии, т. е. организмы последовательно распределяются по царствам (Fungi, Protoctista и т. д.), отделам (Basidiomycota, Oomycota и т. д.), классам (Basidiomycetes, Oomycetes и т. д.), порядкам (Uredinales, Peronosporales и т. д.), родам (*Puccinia*, *Peronospora* и т. д.) и видам (*Puccinia graminis*, *Peronospora tabacina* и т. д.). На принадлежность к таксону того или иного ранга указывают соответствующие окончания названий. Среди родовых наиболее распространены *-a*, *-um* и *-us*, реже встречаются *-myces* (*Allomyces*), *-on* (*Trichophyton*) и др. Кроме перечисленных основных таксономических категорий выделяют также подотделы (*-mycotina*), подклассы (*-mycetidae*), подпорядки (*-inae*), подсемейства (*-ieae*).

Каждому виду грибов дано двучленное (бинарное) название: первый его компонент обозначает род, в который помещен данный вид, а второй представляет собой видовой эпитет. Грамматически все научные названия (биномены) подчиняются правилам латинского языка и обеспечивают взаимопонимание специалистов независимо от современных языковых барьеров. Многим грибам даны также народные названия на живом языке той или иной страны. Они особенно употребительны в случае форм с хорошо заметными плодовыми телами или важных паразитов растений (мухомор, мучнистая роса и т. п.).

Изменения названий у грибов относительно часты. Они происходят, например, если появляется новая трактовка родовой принадлежности или обнаруживаются более ранние видовые эпитеты. Так, возбудителя парши яблони *Venturia inaequalis* (ср. с. 258) долгое время называли *Endostigme inaequalis*, затем *Spilosticta inaequalis*, чтобы потом, обнаружив якобы более ранний эпитет, переименовать в *Spilosticta cinerascens*.

Как и в прочих отделах растительного царства, новые таксоны (виды, роды, семейства) грибов должны не только быть названы в соответствии с правилами, но и получить описание (диагноз) на латинском языке, после чего признаются «действительно обнародованными». Каждый биномен, как и названия родов, семейств и т. д., можно употреблять только один раз. Кроме того, новые таксоны или комбинации (например, при пересмотре родовой принадлежности) должны быть опубликованы в широкодоступных научных изданиях.

Для ясности относительно используемых названий к ним требуется добавлять ссылку на автора (мы сознательно отказались от этого в тексте, но не в указателе). В скобках указывается автор, который ввел для данного гриба употребляемый видовой эпитет; в случае *Venturia inaequalis* это был Кук (описавший данный вид как *Sphaerella inaequalis* Cooke 1866). Затем — после скобок — приводится автор, предложивший используемую комбинацию (родовое и видовое название вместе); у *Venturia inaequalis* это Винтер (Winter 1875), т. е. правильным названием гриба будет *Venturia inaequalis* (Cooke) Winter.

Чтобы разумно применять эти требования, для разных групп растений установлены исходные даты номенклатурного цитирования. Для грибов такой датой считалось 1 января 1821 г., однако сейчас на них распространены общие правила для растительного царства (1 мая 1753 г.). Тем не менее ранее употреблявшиеся названия стремятся по мере возможности сохранить (Korf: *Mycotaxon* 14, 476—490, 1982)¹.

¹ На наш взгляд, этот абзац нуждается в значительном уточнении. Согласно Международному Кодексу ботанической номенклатуры (МКБН), которому подчиняются и названия грибов, считаем мы их растениями или нет, законным названием признается самое раннее из использованных. Действие этого «принципа приоритета» подчинено ряду ограничений, одно из которых — исходные даты: названия, опубликованные раньше, не учитываются. Для большинства объектов, охватываемых МКБН (т. е. всех сосудистых растений, мхов, печеночников, миксомицетов, лишайников, большинства водорослей) такая исходная дата — 1 мая 1753 г. (Linnaeus, *Species Plantarum*, ed. 1; оба тома этого сочинения Линнея условно считаются вышедшими в свет одновременно и датируются одним числом). Для названий большинства грибов (и «грибоподобных протистов» в понимании авторов настоящей книги, кроме миксомицетов) до недавнего времени (1981 г.) исходной датой была другая — 1 января 1821 г. (E. Fries, *Systema Mycologicum*, vol. 1; все тома данного сочинения, а также работы “*Elenchus Fungorum*” условно считаются опубликованными в этот день). Исключение составляли гастеромицеты, головневые и ржавчинные (в данной книге — порядки *Lycoperdales*, *Sclerodermatales*, *Nidulariales*, *Phallales*, *Ustilaginales*, *Tilletiales*, *Uredinales*), для которых исходной считалась дата 31 декабря 1801 г. (Persoon, *Synopsis Methodica Fungorum*). С 1981 г. за исходную дату для грибов приняли, как и для большинства растений, 1 мая 1753 г. Одна-

Особых правил требует номенклатура грибов, цикл развития которых включает несколько типов спороношений (плеоморфные таксоны). Спорношения без смены ядерных фаз (бесполое, ср. с. 55) называют *анаморфами*, со сменой (половые, ср. с. 69) — *телеоморфами*, а всю совокупность стадий развития одного гриба — *голоморфой*. Анаморфы и телеоморфы аскомицетов и базидиомицетов часто встречаются в разное время и без ясной взаимосвязи друг с другом, поэтому каждая фаза (морфа) носит собственное название. Для голоморфы в данном случае используют название телеоморфы.

Иногда одному грибу без полового размножения (см., например, *Deuteromycota*, с. 296) соответствует несколько репродуктивных форм с собственными названиями. Голоморфу в данном случае называют по наиболее развитой форме спороношения (например, конидиальной, если известны и хламидоспоры, макроконидиальной, если встречаются и микроконидии); прочие названия считаются подчиненными.

Грибоподобные протоктисты

В табл. 20 сопоставлены классы, рассматриваемые в данном разделе.

*Мухомycota*¹

Мухомycota в определенные фазы жизни образуют голые амебоидные клетки (миксамебы), которые перемещаются с помощью выдвигаемых и снова втягиваемых псевдоподий. Кроме того, многим из них свойственны миксофлагеллаты («бродяжки») с двумя неравными гладкими жгутиками. Эти организмы питаются путем внутреннего переваривания частиц пищи (например, бактерий). Миксамебы могут разрастаться в многоядерные плазмодии или размножаться делением, давая колонии из отдельных клеток. Плазмодии или собравшиеся вместе (агрегированные) миксамебы образуют плодовые тела со спорами, окруженными клеточными стенками, которые содержат целлюлозу.

Мухомycota подразделяют (Olive, 1975) на два класса — *Мухомycetes* и *Acrasiomycetes* (ср. табл. 20).

Мухомycetes (настоящие слизевики)

Среди настоящих слизевиков на основании морфологии и жизненных циклов выделяют три подкласса — *Protostelidae*, *Dictyostelidae* и *Мухомycetidae* (табл. 21).

ко считается, что названия соответствующих групп грибов в указанных работах Персоона и Фриза (так называемые «санкционированные названия») имеют преимущество перед всеми более ранними. — *Прим. пер.*

¹ *Мухомycota* сейчас, как правило, под названием *Mycetozoa* относят к животным. — *Прим. пер.*

Таблица 20. Классы грибоподобных протистов

Класс	Пищеварение		Вегетативный таллом	Клеточная		Жгутики зооспор	Спороношение		
	эндо- ген- ное	экзо- ген- ное		стенка	с цел- люло- зой		с хити- ном	Анаморфа	Телеоморфа
Mucromycetes	+	—	Колония миксамеб; диплоидный многоядерный плазмодий	+	—	2 гладких, апикальных или отсутствуют	—	Копуляция плано-гамет, иногда мик-самеб	Спорокарп
Acrasiomycetes Plasmodiophoromycetes	+	—	Колония миксамеб	—	—	Отсутствуют	Оорокарп	—	—
	+	+	Гаплоидный и диплоидный плазмодий	—	+	2 гладких апикальных	Летний спорангий	Копуляция плано-гамет	Покоящаяся спора
Labyrinthulomycetes	—	+	Сетчатый плазмодий	—	—	Латеральные: 1 гладкий, 1 перистый	Сорусы с соростцистами	—	—
Oomycetes	—	+	Мицелий (эвкарпное спороношение)	+	— (+)	1 гладкий, 1 перистый, апикальные или латеральные	Зооспорангий с зооспорами, конидии	Оогамия	Оогоний с ооспорами
Nephochytriumycetes	—	+	Мицелий (головка или эвкарпное спороношение)	+	+	1 перистый апикальный	Зооспорангий с зооспорами	Копуляция плано-гамет	Покоящаяся спора
Chytridiomycetes	—	+	Мицелий (головка или эвкарпное спороношение)	—	+	1 гладкий терминальный	Зооспорангий с зооспорами	Копуляция плано-гамет, соматогамия, оогамия	Покоящаяся спора

Таблица 21. Подклассы Мухомycetes

Подклассы	Спороношение				
	Миксофлагеллаты	Вегетативный таллом	Профаза	Спорокарп	Смена ядерных фаз
Protostelidae	+ или —	Многоядерный плазмодий	Одноядерные части плазмодия	Мелкий, на ножке, с немногими (1—4) спорами	Известна в немногих случаях
Dictyostelidae	—	Колонии миксамеб	Агрегированные миксамебы	Из миксамеб, которые развиваются в споры	Известна
Мухомycetidae	+	Многоядерный плазмодий	Плазмодий	Спорангии с эндогенным развитием спор	Всегда

Protostelidae

У этих самых примитивных слизевиков выходящие из спор миксамебы развивают в вегетативной фазе мелкие многоядерные плазмодии.

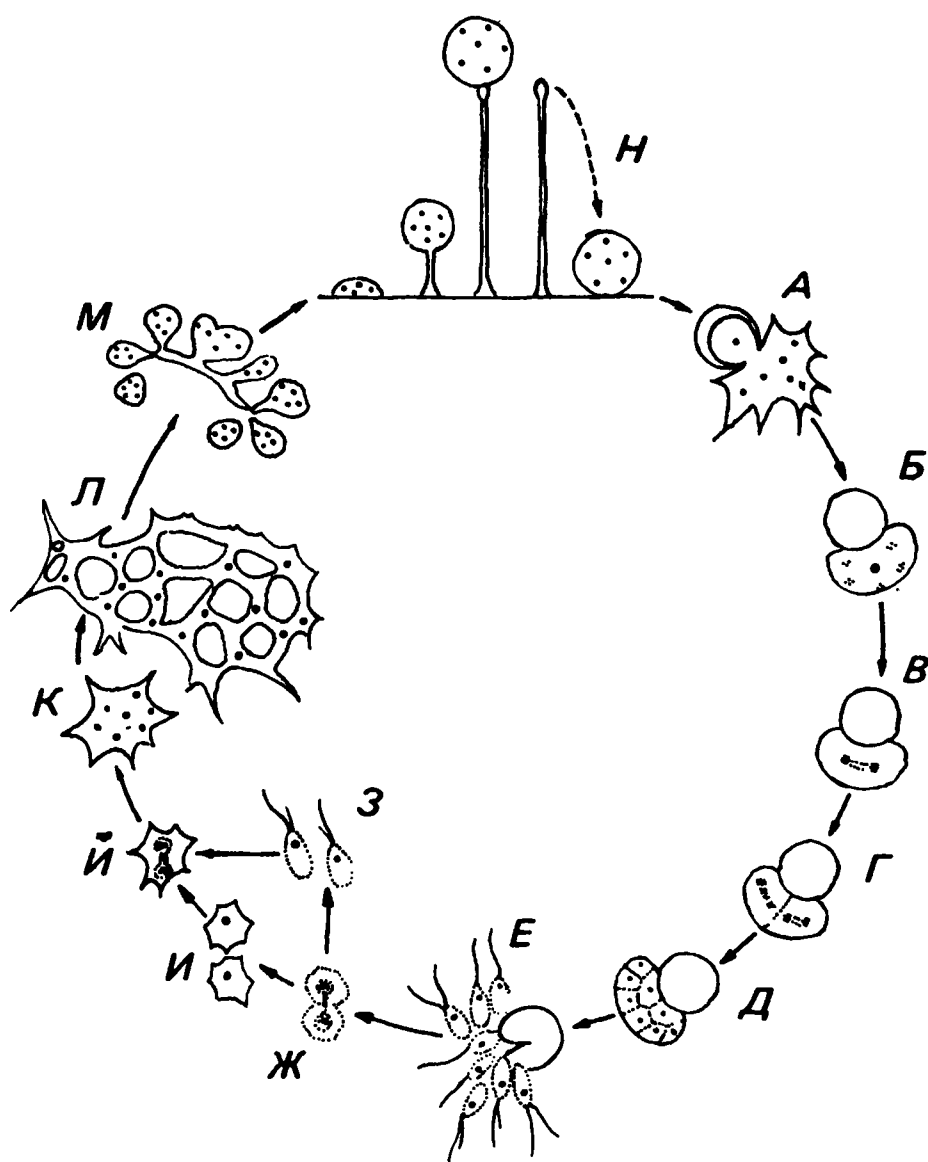


Рис. 68. Онтогенетическое развитие *Ceratiomyxella tahitiense*. А. Прораствание споры многоядерным плазмодием. Б. Возникновение зооцисты (в плазмодии все ядра, кроме одного, дегенерируют). В—Е. Размножение ядер в зооцисте: три митоза подряд, высвобождение миксофлагеллат (длина без жгутика около 8 мкм). Ж-К. Втягивание жгутика и образование многоядерного плазмодия из миксофлагеллат. Л, М. Образование фрагментов плазмодия (проспор). Н. Спорообразование (схема по Olive)

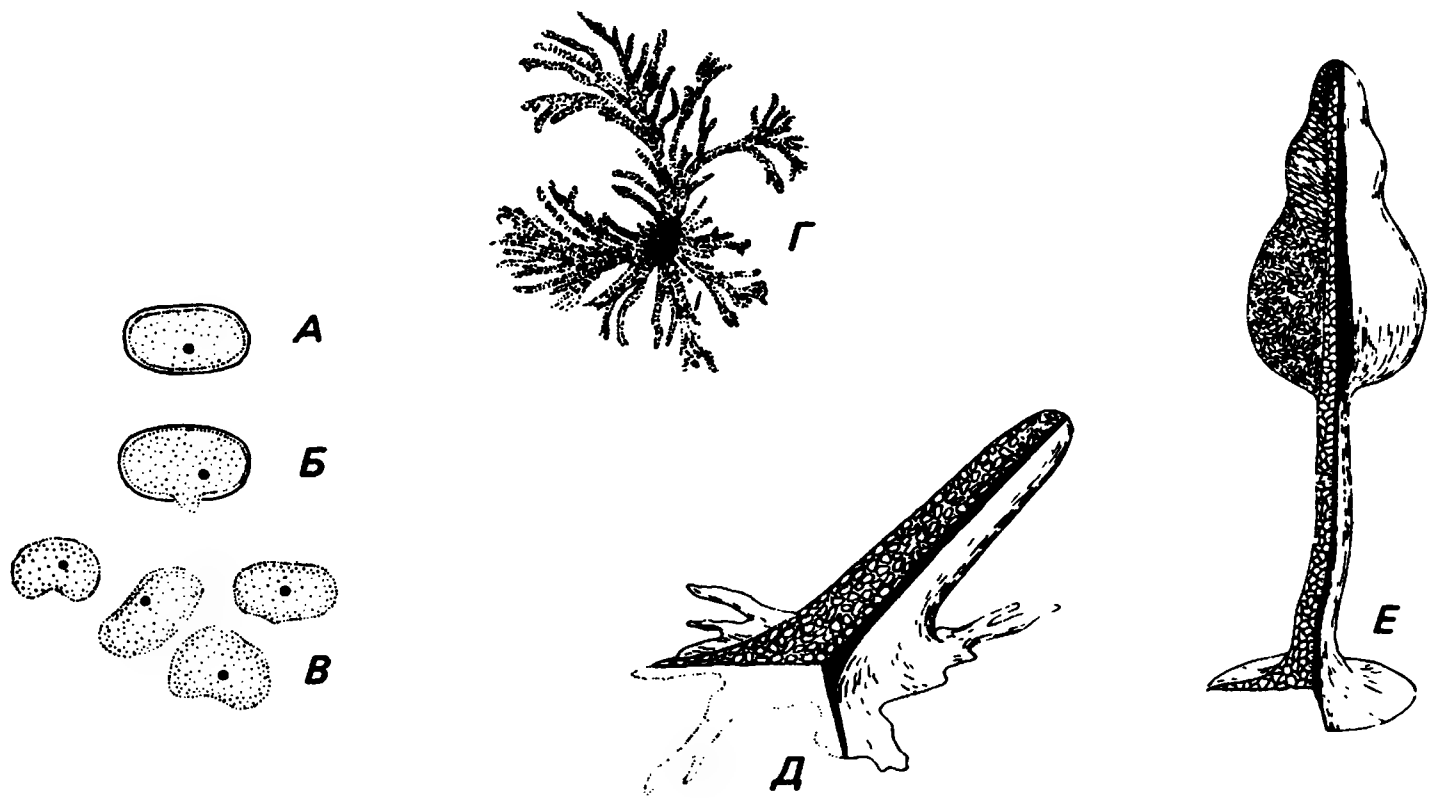


Рис. 69. Развитие *Dictyostelium discoideum*: А — спора; Б — вылупляющаяся миксамеба; В — миксамебы во время вегетативной стадии; Г — псевдоплазмодий; Д — дифференцировка сорокарпа (псевдоплазмодий показан в разрезе, так что видна центральная ножка); Е — почти созревший сорокарп, также в разрезе (А — В: $\times 1000$; Г: примерно $\times 10$; Д, Е: $\times 130$; А — В: по Raper K.B., J. Agr. Res. 50 [1935] 135—147; Г — Е: по Bonner)

К началу спороношения последние делятся на одноядерные фрагменты (предспоровые клетки, проспоры), из которых вырастает по одному спорангию на ножке (спорокарпу), образующему от одной до четырех спор. Последние прорастают лишенными стенки клетками с жгутиками (миксофлагеллаты, зооспоры) или без них (миксамебы). Миксофлагеллаты превращаются в миксамебы, втягивая жгутики. У *Ceratiomyxella* (рис. 68) жизненный цикл несколько сложнее. Споры прорастают многоядерными плазмодиями, которые развиваются в зооцисту, высвобождающую позже зооспоры. Только из последних после втягивания жгутиков образуются многоядерные плазмодии.

Протостелиды с миксофлагеллатной стадией (Cavosteliaceae, например, *Ceratiomyxella*) близкородственны Мухомycetidae, а без жгутиковых клеток (Protosteliaceae) — Dictyostelidae. Половая фаза, напоминающая таковую у Мухомycetidae (например, *Physarum*, см. рис. 70), установлена у *Ceratiomyxa* (Ceratiomyxaceae) (рис. 71, Ж); предполагается половой процесс и у некоторых других представителей подкласса.

Dictyostelidae

У *Dictyostelium discoideum* из спор, окруженных клеточной стенкой, выходят миксамебы (рис. 69, А—В), которые, поглощая питательные вещества, размножаются продольными делениями. Если пищи мало, эти клетки, не теряя индивидуальности, объединяются друг с другом (агрегация в псевдоплазмодии, рис. 69, Г). Все миксамебы с определенного

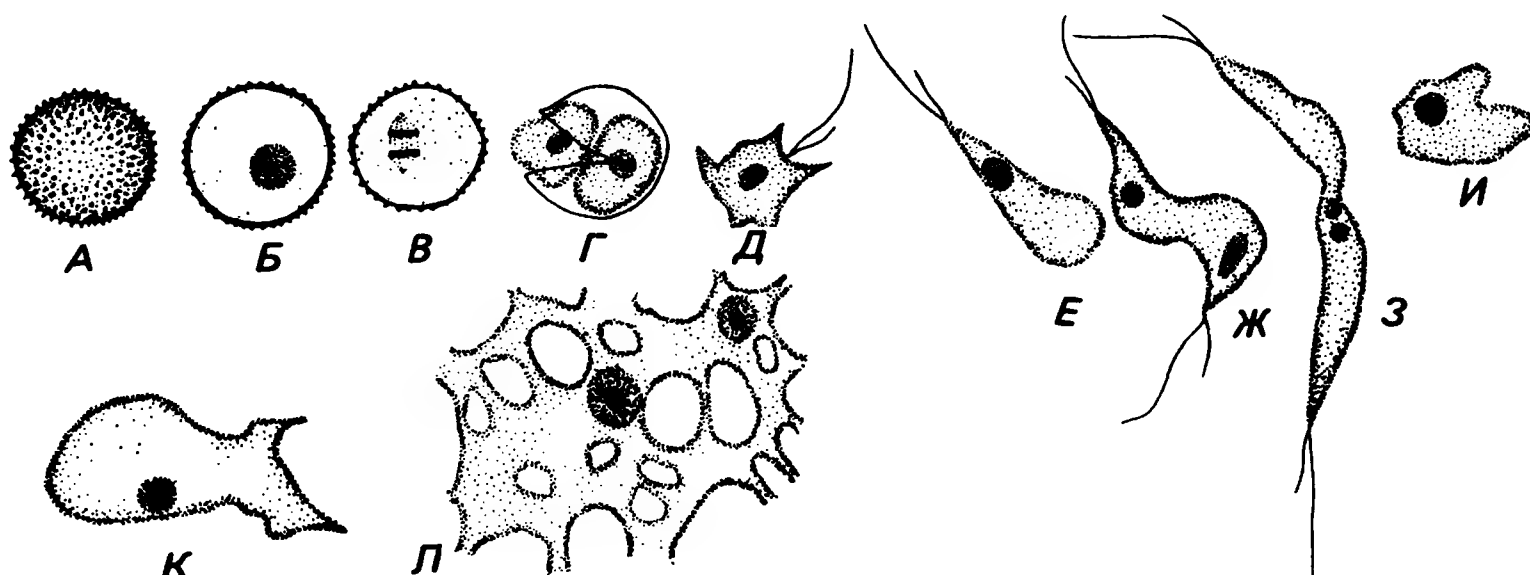


Рис. 70. *Physarum polycephalum*: *A* — общий вид споры; *B* — ее осевой разрез; *C* — деление ядра в споре; *D* — прорастание двумя миксофлагеллатами; *E* — полностью развитый миксофлагеллат с двумя жгутиками; *F* — *G* — копуляция; *H*, *K* — молодой диплоидный плазмодий; *L* — часть более старого плазмодия (примерно $\times 800$; (по Howard F. L., Am. J. Bot. 18 [1931] 116—139)

участка сползаются к одной, функционирующей как центр, особи. Она не только привлекает их, но и препятствует тому, чтобы они в свою очередь становились такими же центрами. Этот процесс регулируется с помощью циклического аденинозинмонофосфата (цАМФ) и расщепляющего его фермента цАМФазы. Вскоре псевдоплазмодий становится более компактным (конусообразование, рис. 69, *D*) и приобретает способность ползть как единое целое по субстрату (миграция). Наконец он превращается в спорангий, называемый спорокарпом (кульминация, рис. 69, *E*). Как правило, образуется одно плодовое тело, однако, если большое число объединившихся миксамеб превысит «критическую» массу, развивается несколько спорокарпов на псевдоплазмодий.

Регуляция с участием цАМФ и цАМФазы до сих пор установлена лишь у немногих видов; в остальных случаях эти соединения не обнаружены, и аналогичные им факторы называют «акразинами» и «акразиназами», не уточняя их природы.

Диктиостелиды предположительно происходят от протостелид. Их клеточные стенки сходны (целлюлоза). От акразиомицетов, к которым ранее относили диктиостелид, они существенно отличаются (табл. 20).

Недавно установлено, что макроцисты, формирующиеся при определенных экологических условиях в фазу размножения, представляют собой продукты слияния двух гаплоидных клеток. Ядра здесь — по крайней мере в некоторых случаях — диплоидны и делятся мейотически перед образованием миксамеб.

Мухомycetidae

У *Physarum polycephalum* прорастание окруженных клеточной стенкой гаплоидных спор дает, как правило, две клетки, несущие по два гладких

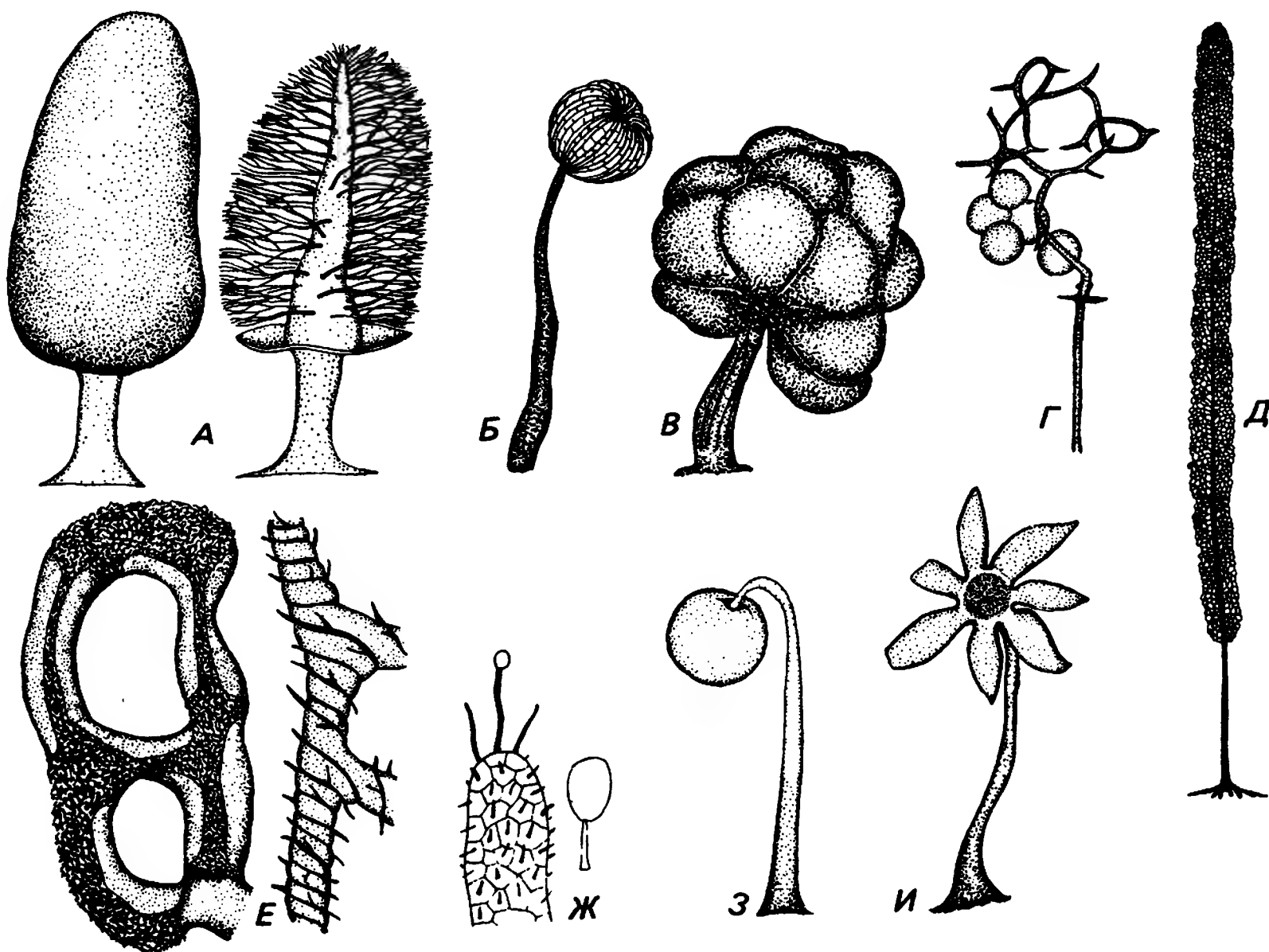


Рис. 71. Органы спороношения миксомицетов. А. *Diachea leucopodia*: слева — молодой спорангий, справа — более старый, без стенки. Б. *Dictydium cancellatum* (опорожненный спорангий). В. *Physarum nicaraguense*, пучок спорангиев. Г. *Echinostelium elachiston*. Д. *Stemonitis webberi* (спорангий). Е. *Hemitrichia serpula*: слева — плазмодиокарп, справа — нити капиллиция. Ж. *Ceratiomyxa fruticulosa*: часть плодового тела с развивающимися спорами; справа — отдельная спора. А. *Physarum nucleatum*: молодой закрытый и (И) открытый спорангии (А: $\times 50$; Б: $\times 25$; В: $\times 50$; Г: $\times 200$; Д: $\times 7$; Е: $\times 9$; Ж: $\times 160$ и $\times 500$ соответственно; З: $\times 30$; И: $\times 30$; А — В, Д — И: по Agnihotrudu V., J. Ind. Bot. Soc., 38 (1959) 418—491; Г: по Alexopoulos C. J. Amer. J. Bot. 47 [1960] 37—43)

апикальных жгутика неравной длины (миксофлагеллаты, зооспоры). Впечатление одножгутиковости возникает (рис. 70, А — Е), если они образуются не одновременно. Зооспоры попарно копулируют (рис. 70, Ж, З) либо непосредственно после высвобождения из спор, либо позже (иногда только после нескольких делений), давая диплоидные зиготы, первоначально еще со жгутиками. Затем последние исчезают, и начинается рост с поглощением питательных веществ (рис. 70, И, К.). Ядра при этом делятся митотически, так что развивается нерасчлененное (неклеточное) вегетативное тело со многими диплоидными ядрами — настоящий плазмодий (рис. 70, Л).

Если внешние условия неблагоприятны, он превращается в твердый склероций из окруженных стенкой клеток (макроцист). Последние при наступлении подходящих для вегетации условий снова прорастают в плазмодий.

Обычно за фазой роста следует (половое) спороношение. Вязко-слизистый плазмодий делится на отдельные фрагменты, последние утолщаются в узелки, которые постепенно вытягиваются в высоту и вскоре дифференцируются на ножку и состоящий из многих отдельных частей спорангий (рис. 71, В).

Первоначально гомогенные спорангии (спорокарпы) вакуолизируются; позже часть растворенного в вакуолярной жидкости материала выпадает в осадок, образуя характерное сплетение нитей — капиллиций. Кроме того, плазма распадается на фрагменты, содержащие по одному диплоидному ядру. Они соответствуют будущим спорам. Ядра мейотически делятся, но из четырех дочерних выживает только одно, прочие дегенерируют. Гаплоидные споры окружаются видоспецифично орнаментированной бурой клеточной стенкой, содержащей целлюлозу. Они высвобождаются в результате распада прочих частей спорангия.

У *Echinosteliales*, которые считаются исходной группой, плазмодий — мелкая, внутренне практически не дифференцированная плазменная масса (протоплазмодий); у более продвинутых форм он распространяется на разные по размеру площади в виде тонкой, обычно невидимой сети (афаноплазмодий). У *Physarum polycephalum* и других относимых к высоко-развитым форм он превращается в плотное, часто морфологически и функционально дифференцированное образование (фанероплазмодий), нередко достигающее значительной величины (в несколько ладоней).

Плодовые тела (спорокарпы) также весьма разнообразны по форме и окраске. Можно выделить следующие их типы: (1) простые, сидячие или на ножках спорангии, обычно формирующиеся группами на одном плазмодии (во всех порядках); (2) собранные вместе, чаще всего сидячие эталии, т. е. крупные полукруглые или подушковидные спорокарпы, развивающиеся из всего плазмодия или значительной его части¹ (только у *Liceales*, например, у обычного вида *Lycogala epidendron*); (3) плазмодиокарпы — сидячие, неправильной формы, разветвленные или сетчатые спорокарпы (*Trichiales*, *Physarales*, *Liceales*).

При оплодотворении экспериментально установлены как гетеро-, так и гомоталлизм. Первый соответствует биполярной несовместимости с одним многоаллельным локусом (аналогично некоторым базидиомицетам, ср. с. 117). При гомоталлизме встречаются как одноклещность (с нормальным половым процессом), так и апомиксис (весь жизненный цикл в бесполом диплоидном состоянии) (ср. с. 115).

Миксомицетиды подразделяются на пять подрядков; ранее относившиеся к этому подклассу *Protosteliales* и *Ceratiomyxales* сейчас считаются простотелидами (с. 161) :

Echinosteliales. Очень мелкие спорангии на ножках содержат относите-

¹ Основная особенность эталия — то, что он закладывается как группа спорангиев, которые в ходе развития сливаются друг с другом, утрачивая свою индивидуальность. — *Прим. пер.*

льно мало светлоокрашенных или буроватых спор; капиллиций отсутствует или слабо выражен (рис. 71, Г). Стенка спорангия рано распадается, и споры остаются прикрепленными к более или менее напоминающей по форме ключ «колонке» на конце ножки.

Trichiales. Спорангии (плазмодиокарпы) на ножках или сидячие, также со светлоокрашенными, часто желтыми спорами и всегда отчетливым капиллицием из плотных или трубчатых волокон (рис. 71, Е).

Stemonitales. Слизевики с темными спорами в спорангиях, которые лишь в исключительных случаях покрыты в нижней части известковой коркой. Капиллиций состоит из темных нитей (рис. 71, Д).

Physarales. Самый крупный порядок настоящих слизевиков, также с темными спорами, отличающийся спорангиями или реже плазмодиокарпами, инкрустированными снаружи известью и содержащими типичный капиллиций из разветвленных нитей или трубок (рис. 71, В, З).

Liceales. Весьма разнообразные по строению спорокарпы (спорангии, эталии, плазмодиокарпы) (рис. 71, Б). Настоящий капиллиций отсутствует, однако остатки исходных протопластов образуют псевдокапиллиций.

Ascrasiomycetes (клеточные слизевики)

У широко распространенного, обитающего на гниющих частях растений вида *Ascrasia rosea* (рис. 72) из спор выходит по одной миксамебе. Они движутся с помощью дольчатых псевдоподиев, поглощая при этом другие одноклеточные организмы или даже амёб своего вида. После фазы размножения с быстрым делением миксамеб формируется спороношение: миксамебы направляются к краям колонии, где собираются в крупные структуры оранжевого цвета (псевдоплазмодии). Те дифференцируются на ножку и головку (сороген). Быстрая инкапсуляция клеток ножки придает ей большую твердость. Сороген рассекается на доли, каждая из которых развивает простую или разветвленную цепочку спор: отдельные амёбы округляются и окружаются клеточными стенками. В зависимости от числа образующих их амёб спороношения мелкие, состоящие из единственного ряда клеток ножки и немногих споровых цепочек или же более крупные, древовидные, сильно разветвленные. В противоположность диктиостелидам клетки ножки здесь не отмирают, а также превращаются в споры, отличающиеся от спор апикальных цепочек, снабженных кольцевидными полярными утолщениями — гилумами, или рубчиками (рис. 72, К).

У большинства представителей этого класса известны только миксамебы, однако у *Rocheina rosea* миксофлагеллаты с парой апикальных гладких жгутиков равной длины. Половой процесс неизвестен.

Акразиомицеты отличаются от ранее относимых к ним диктиостелид (см. с. 161) не только ходом развития и агрегационным поведением (отсутствие вытягивания миксамеб в направлении движения и их «пото-

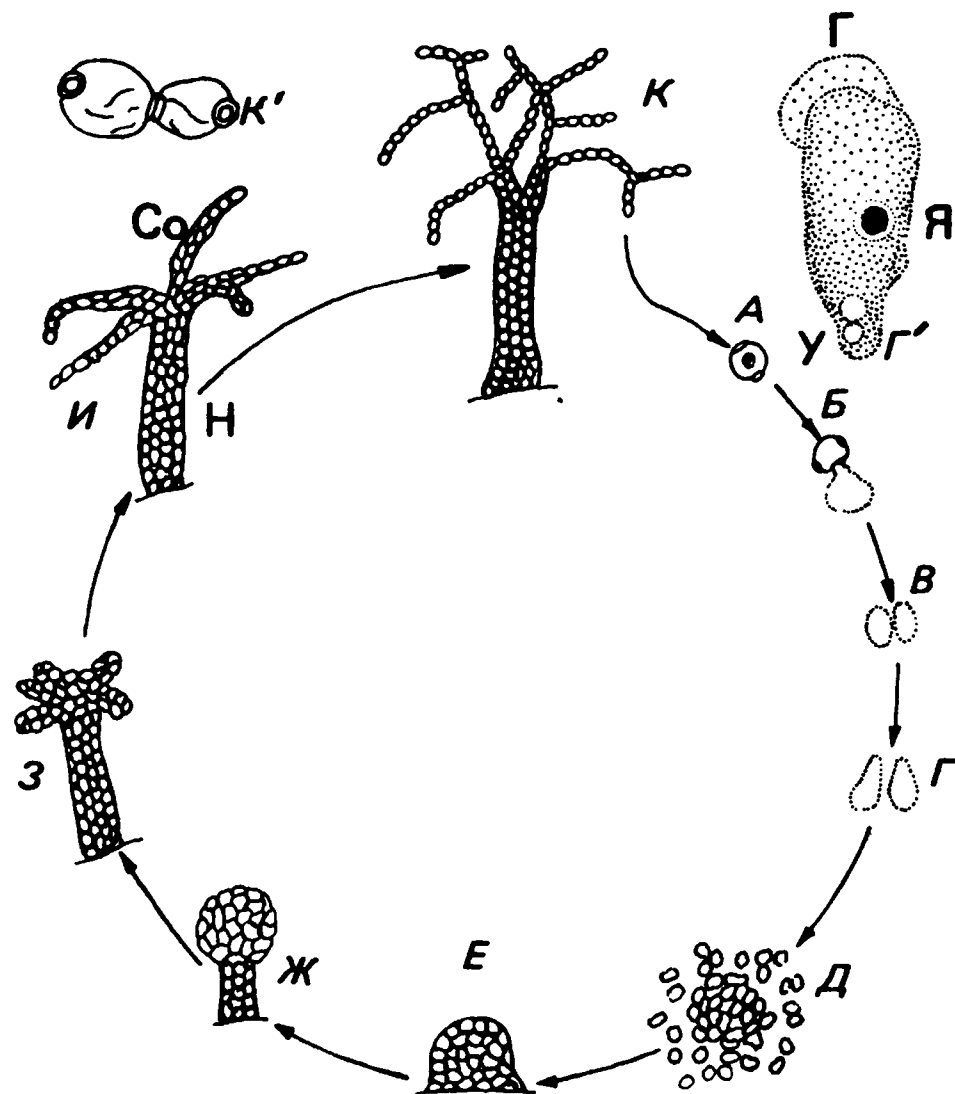


Рис. 72. Жизненный цикл *Acrasia roseae*. А — Г. Проращивание споры миксамебой, инцистирование последней и новое проращивание. Г'. Миксамеба с гиалоплазматическим передним краем (Г), клеточным ядром (Я) и задней уроидной зоной (У). Д. Агрегация миксамеб. Е — И. Образование сорокарпа с дифференцировкой на ножку (Н) и сороген (Со). З. Разветвление сорогена. И. Организация миксамеб в цепочки спор. К. Зрелый сорокарп. К'. Две связанные между собой споры (А — К: $\times 100$; Г': $\times 1000$; К': $\times 500$; (А — К' по Olive L. S., Stoianovich C., Bull. Torr. Bot. Club 87 [1960] 1—20; Г': по Olive, 1975)

ка»), но и лопастными (не пальчатыми) псевдоподиями и полным отсутствием целлюлозы.

Plasmodiophoromycota

Plasmodiophoromycetes (паразитические слизевики)

У *Plasmodiophora brassicae*, возбудителя «корневого зоба» крестоцветных, например, видов *Brassica* («кила капусты»), проращивание в почве покоящихся спор дает по одной зооспоре (рис. 73, Б, В). Эти «бродяжки», передвигаясь с помощью двух апикальных гладких жгутиков разной длины, из которых длинный направлен вперед, а короткий — назад, достигают корневого волоска подходящего хозяина и прикрепляются к нему. После втягивания жгутиков образуется своеобразная клеточная органелла в виде изогнутого шланга. В его направленной к растению «трубке» находится «шип» из плотной плазмы (рис. 74). Благодаря этому приспособлению гриб за считанные минуты внедряется в хозяина. Формируется

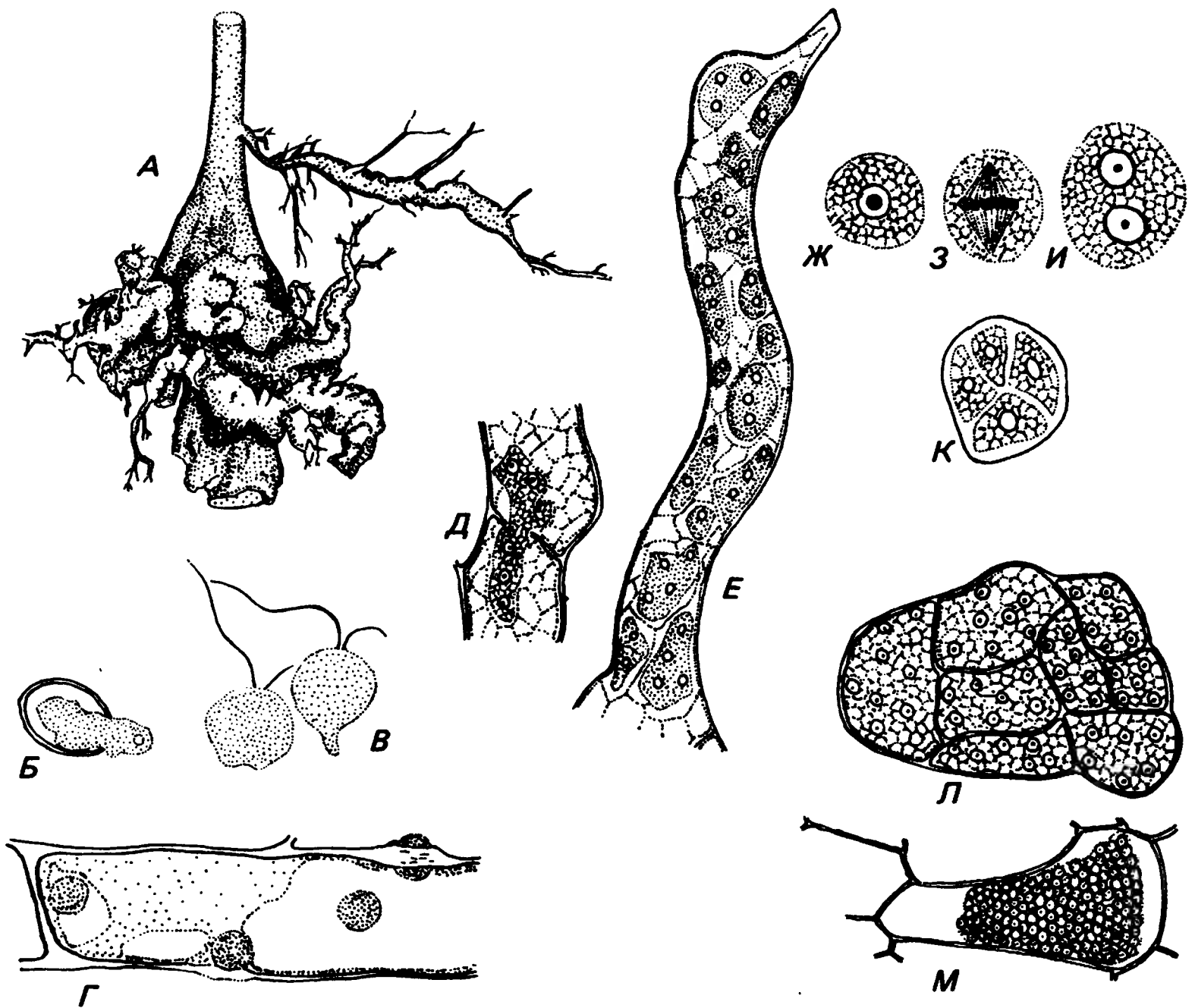


Рис. 73. *Plasmodiophora brassicae*. **А.** Внешний вид больной корневой системы капусты. **Б—Л.** Бесполое развитие. **Б.** Прораствание покаящейся споры с выходом зооспоры. **В.** Две зооспоры. **Г.** Заражение клетки корневого волоска: справа вверху — внедряющаяся зооспора, внутри клетки — миксамебы. **Д.** Перемещение плазмодия из клетки в клетку. **Е.** Клетка хозяина с многоядерными плазмодиями. **Ж.** Одноядерный округлившийся фрагмент плазмодия (начало спорообразования). **З.** Ядерное деление в одном из фрагментов плазмодия. **И.** Двухядерная стадия. **К.** Молодой летний спорангий с четырьмя голыми плазматическими комками, которые округляются в летние споры. **Л.** Плазмодий, расщепляющийся на 4—8-ядерные летние спорангии. **М.** Клетка хозяина, заполненная покаяющимися спорами, возникшими половым путем (**А:** 1/16 нат. величины; **Б:** $\times 1100$; **В:** $\times 2000$; (**Г—Е:** $\times 130$; **Ж—К:** $\times 2000$; **Л:** $\times 600$; **М:** $\times 1000$; **А, М:** Woronin M., Jahrb. Wiss. Bot. 11 [1878] 548—574; **Б.** Honig F., Gartenbauwiss. 5 [1931] 116—225; **В.** Ledingham G. A., Nature 133 [1934] 534; **Г.** Rochlin E., Phytopath. Z. 5 [1933] 381—406; **Д:** Kunkel L. O., J. Agr. Res. 14 [1918] 543—572; **Е:** Chupp C., Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Bull. [1917] 387; **Ж—Л:** Cook W. R. J., Schwarz E. J., Phil. Trans. R. Soc. London ser. B218 [1930] 283—314)

вакуоль, содержимое которой создает давление в выросте (адгезории), плотно прижатом к поверхности растения, за счет чего шип прокалывает стенку эпидермной клетки. Цитоплазма гриба переливается в нее через возникающий тонкий канал и формирует многоядерный плазмодий, который делится и распространяется из клетки в клетку (рис. 73, **Г—Е**). Удлинение и деление ядрышка при митозе приводит к образованию им вместе с хромосомами своеобразной крестовидной картины.

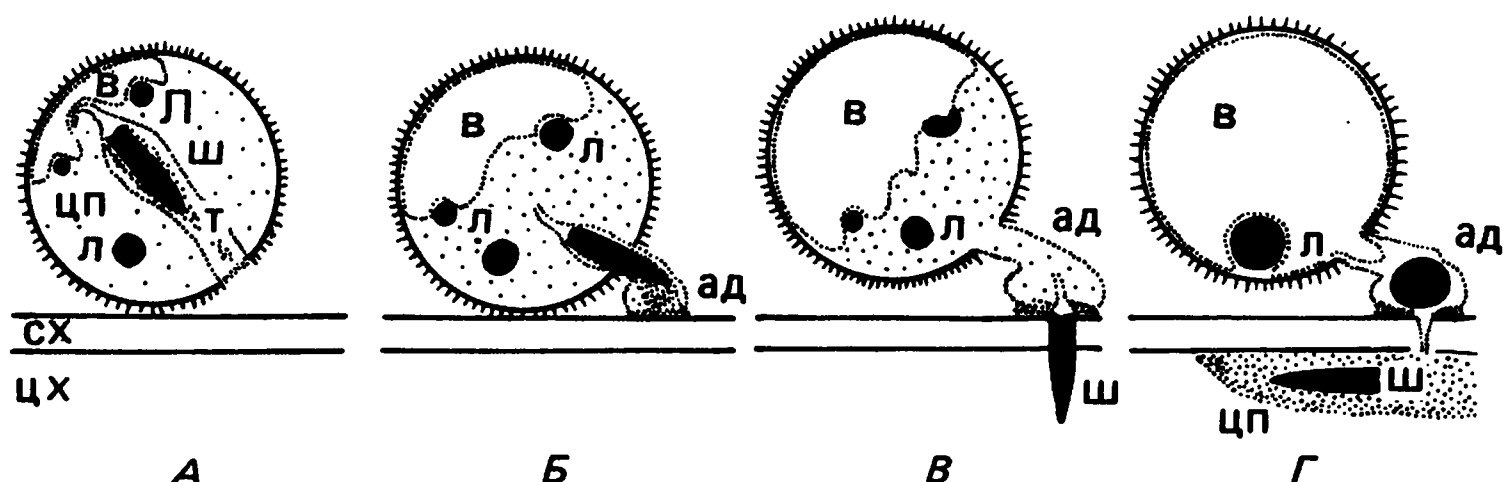


Рис. 74. *Plasmodiophora brassicae*. Схема внедрения в корневой волосок. А. Инцистированная зооспора с трубкой (Т), шипом (Ш) и вакуолью (В) перед внедрением. Цитоплазма паразита (ЦП) еще заполняет почти всю клетку, в которой также располагаются липидные зерна (Л). Б. Увеличение вакуоли и образование адгезория (АД). В. Шип продавливается через клеточную стенку хозяина (СХ). Г. Через проделанный шипом канал цитопласт внедрился в цитоплазму хозяина (ЦХ) (около $\times 800$); по Aist J. R., Williams P. H., Can. J. Bot. 49 [1971] 2023—2034)

Позже плазмодий распадается на одноядерные фрагменты. Они округляются и, пока ядра внутри еще два—три раза делятся, окружаются тонкой стенкой, превращаясь в летние спорангии. Их содержимое распадается соответственно числу ядер на 4—8 частей, которые становятся инфекционными зооспорами или гаметам (рис. 73, Ж—Л). На пораженных корнях образуются характерные для болезни наросты (рис. 73, А).

Половое развитие изучено еще не во всех деталях. Кариогамия установлена в плазмодиях, растущих внутри хозяина. Однако неизвестно, происходит ли она в плазмодии, происшедшем из одной споры (автогамно) или же из нескольких (гетерогамно). Уже наблюдавшееся слияние миксамеб перед внедрением в хозяина могло бы в этом случае означать плазмогамию.

По завершении роста ядра делятся мейотически, и плазмодии распадаются на фрагменты, каждый из которых содержит по одному гаплоидному ядру; такие фрагменты называют энергидами. Эти энергиды округляются, окружаются толстыми клеточными стенками и становятся покоящимися спорами. При разрушении ткани хозяина они высвобождаются в почву и прорастают зооспорами (рис. 73, М).

Другие плазмодиофоромицеты — также облигатные эндопаразиты цветковых растений, папоротников, водорослей и грибов. Как и *Plasmodiophora brassicae*, они вызывают гипертрофию клеток и разрастание тканей. Еще один важный патоген среди примерно 60 известных видов — возбудитель парши картофеля *Spongospora subterranea*.

Все плазмодиофоромицеты относятся к единственному порядку *Plasmodiophorales*, который подразделяется на несколько семейств. Все его представители, как и считавшиеся ранее совершенно иными по своей природе виды *Woronina*, образуют одинаково ожгутованные зооспоры. У одного вида в клеточных стенках обнаружен хитин.

Labyrinthulomycota

Labyrinthulomycetes (сетчатые слизевики)

Labyrinthula algeriensis — паразит морской водоросли *Laminaria iberia*. Зооспора, попадая на хозяина, внедряется в него после втягивания жгутиков. При этом из ее своеобразных трубковидных, открывающихся наружу органелл (сагеноген) появляются мешковидные выпячивания, содержащие слизистый матрикс, которые окружают веретеновидную, но все еще лишенную стенки клетку, объединяясь в ее чехол (рис. 75, А, А'). Слизистые чехлы, увеличиваясь, сливаются в ходы, в которых перемещаются клетки. За счет продолжающихся клеточных делений и расширения системы слизистых ходов формируется составной сетчатый плазмодий.

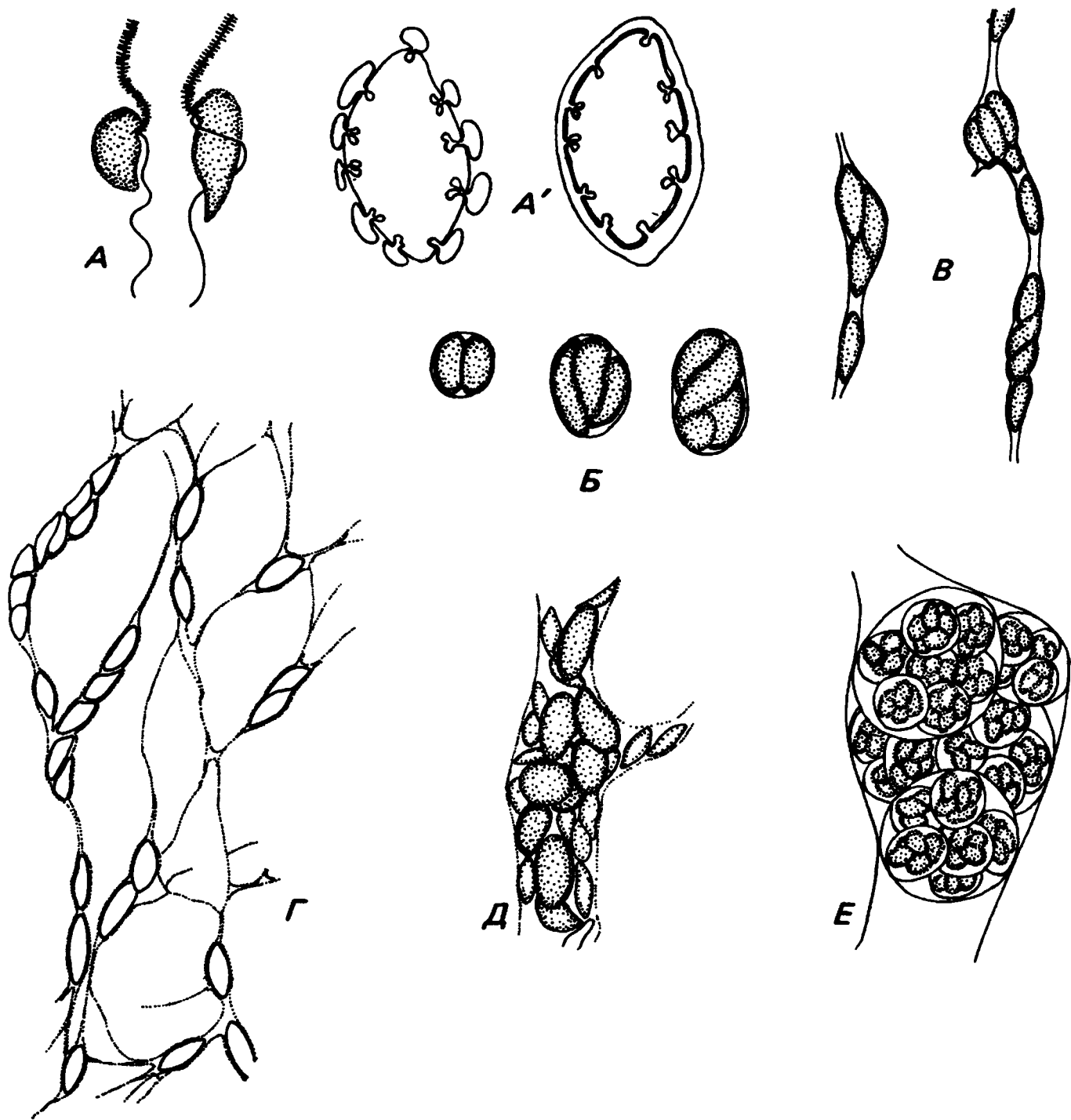


Рис. 75. *Labyrinthula algeriensis*. А. Зооспоры. А'. Голые клетки, образующие слизистый чехол. В. Размножение инцистированных зооспор. В. Начало образования сетчатого плазмодия и часть нити с веретеновидными клетками. Г. Фрагмент сетчатого плазмодия. Д. Начало образования спорангиев. Е. Спорангии с пакетами спор (А, В: $\times 1000$; Г, Д: $\times 500$; Е: $\times 250$; по Hollande A., Enjume M., Ann. Sc. Nat. Zool. Biol. Anim. [11] 17 [1955] 357—368)

дий (рис. 75, В, Г), рассматриваемый как «эктоплазматическая сеть» или «высокоспециализированная система филоподиев». Многое здесь еще неясно. Этот плазмодий должен, в частности, транспортировать пищеварительные ферменты к частицам пищи и растворенные питательные вещества к клеткам.

При образовании спор клетки собираются в группы, округляются и окружаются тонкими стенками (рис. 75, Д, Е). Вокруг каждой их группы также формируется стенка, так что возникают сорусы, клетки которых функционируют как спороцисты. Каждая из них прорастает несколькими зооспорами. Число их на спороцисту составляет в зависимости от прошедших ядерных делений четыре, восемь или более. Кроме сагеноген у зооспор есть еще одна своеобразная органелла — оранжевый глазок в основании жгутикового аппарата. Сами зооспоры двужгутиково-плевроконтные. Длинный, направленный назад жгутик гладкий, а короткий, направленный вперед — перистый.

Все описанные виды относятся к одному классу. К сожалению, еще многие детали, например, онтогенетического развития, неизвестны. Неясно также систематическое положение в пределах класса семейства *Thraustochytriaceae*. Ранее его относили к оомицетам (см. с. 170), однако клетки здесь, как и у *Labyrinthula*, окружены слизистым чехлом, образуемым сагеногенами, их стенки не содержат целлюлозы, жгутование такое же. Подвижные стадии (зооспоры) обнаружены не у всех представителей группы; есть указания на половое размножение, однако его доказательства еще отсутствуют.

Большинство лабиринтуломицетов — сапробионты или паразиты-убиквисты. Их культивирование в лаборатории не вызывает особых трудностей. Практически важна *Labyrinthula macrocystis* — возбудитель часто эпифитотической болезни морской травы *Zostera marina*.

Oomycota

Отдел Oomycota состоит из единственного класса Oomycetes (ср. табл. 20).

Oomycetes

Этот класс объединяет несколько сотен видов — от примитивных водных организмов до высокоспециализированных паразитов наземных растений. Несмотря на такое экологическое разнообразие, оомицеты чрезвычайно однородны онтогенетически, химически и физиологически и четко отличаются от других грибоподобных протистов и настоящих грибов.

Половой процесс, называемый оогамией, начинается с мейозов в возникающих на диплоидных гифах мужских гаметангиях (антеридиях) и женских половых органах (оогониях). После происходящего через выросты антеридия (оплодотворяющие отростки) оплодотворения в ооспо-

рах восстанавливается диплоидность. В диплофазе организм растет и образует бесполое спороношение. У миксомицетов, хитридиомицетов и эндомицетов также известны диплоидные трофофазы, однако они растут и в гаплоидном состоянии, а прочие классы грибов — исключительно в гаплофазе (ср. табл. 8, строка 4, с. 70). Если при бесполом спороношении возникают (диплоидные) зооспоры, они несут два жгутика: вперед направлен перистый, назад — гладкий.

Биосинтез лизина у оомицетов осуществляется через ДАП (ср. табл. 9, с. 34 и с. 95), а у прочих классов грибов, кроме гифохитриомицетов, — через ААП. Еще более специфичен биогенез триптофана (см. с. 94). Клеточные стенки содержат целлюлозу; только у *Leptomitales* в них обнаружен также хитин. У всех прочих грибов они построены иначе, и содержат целлюлозу только у гифохитриомицетов (ср. табл. 12, с. 86). Оомицеты не синтезируют ни сахароспиртов (ср. с. 94), ни стероидов, служащих акцепторами полиеновых антибиотиков (ср. с. 87). Однако белки их клеточной стенки содержат гидроксипролин, есть ряд уникальных ферментов и других свойств, подчеркивающих самобытность этих организмов (ср. Ragan, Chapman, 1978).

Четыре порядка оомицетов различаются прежде всего бесполом размножением.

У *Saprolegniales* спорангии, хотя и отделены от несущих гиф септами, однако обычно выглядят просто слегка вздутыми их участками. Эти оомицеты — сапробионты или паразиты животных (например, рыб).

Спорангии *Peronosporales* четко отличаются от вегетативных гиф. Они прорастают либо зооспорами, либо гифами. Наряду с сапробионтами этот порядок включает большое число паразитов растений и животных.

У *Leptomitales* гифы с регулярными перетяжками; бесполом размножением эти формы сходны с *Saprolegniales*, половым — с *Peronosporales*; все виды — водные сапробионты.

Порядок *Lagenidiales* объединяет голые голокарпные формы, паразитирующие на водорослях и водных грибах, реже — на низших водных животных.

Некоторые прогрессивные изменения биологии этих грибов, параллельные их морфологическим преобразованиям, отражают следующие эволюционные этапы:

- а) выход из воды на сушу;
- б) связанную с этим замену зооспор конидиями, т. е. переход от распространения водой (гидрохории) к рассеиванию в воздухе;
- в) повышение биологических требований от сапротрофности через зависимость от определенных питательных сред до облигатно биотрофного образа жизни (возрастающая зависимость от субстрата; табл. 22);
- г) совершенствование паразитических свойств (специализация на определенных хозяевах и их органах, стимуляция хозяина вместо его умерщвления).

Таблица 22. Возрастание минимальных пищевых потребностей в пределах рода *Phytophthora*. Основная среда (конечные концентрации компонентов, г/л): K_2HPO_4 (0,5); KH_2PO_4 (0,5); $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ (0,5); $CaCl_2 \cdot 2H_2O$ (0,02); глюкоза (20); тиамин-НCl (0,001); агар (15) + H_2O (по Hohl H.R.: *Phytopath. Z.* 84 [1975] 18—33)

	<i>P. capsici</i> , <i>P. vesicula</i>	<i>P. cactorum</i> , <i>P. cambivora</i> , <i>P. citricola</i> , <i>P. palmivora</i>	<i>P. erythrosep-tica</i> , <i>P. infestans</i> (иногда), <i>P. megasperma</i> , <i>P. syringae</i>	<i>P. fragariae</i> , <i>P. infestans</i> (иногда)
Азот	Неорганиче-ский (нитрат)	Неорганиче-ский (нитрат)	Органический (аспарагин)	Органический (смесь различ-ных аминокислот)
Лецитин	Не нужен	Необходим	Необходим	Необходим
Специфические ростовые факторы	Не нужны	Не нужны	Не нужны	Необходимы

Природным тенденциям развития соответствует увеличение физиологической зависимости (ауксотрофности), наблюдаемое в лабораторных опытах. В каждом из четырех порядков есть относительно нетребовательные группы, которые можно культивировать на питательных средах сравнительно простого состава; такие таксоны рассматриваются как филогенетически примитивные. Из них выводятся облигатные паразиты.

В отношении азота некоторые (немногие) *Peronosporales* неразборчивы; они потребляют как ионы аммония, так и нитрат (табл. 22). *Saprolegniales* требуют аммонийный азот (как и малоизученные, однако обычно облигатно биотрофные *Lagenidiales*) и нитрат не используют. Наиболее специализированы *Leptomitales*, нуждающиеся в органическом азоте.

Сульфатная сера удовлетворяет *Peronosporales* и *Leptomitales*; *Saprolegniales* растут только при наличии серы в составе органических соединений.

Различны и потребности в витаминах. *Peronosporales*, способных синтезировать тиамин, неизвестно. Прототрофность по биотину, никотинамиду и парааминобензойной кислоте установлена у отдельных представителей каждого порядка.

Saprolegniales. *Saprolegnia monoica* образует на находящихся в воде трупах насекомых и сходных субстратах таллом из толстых разветвленных гиф. Их концы превращаются в цилиндрические зооспорангии (рис. 76, А). Внутри них плазма распадается на одноядерные фрагменты, каждый из которых соответствует будущей грушевидной зооспоре с двумя апикальными жгутиками (первая расселительная стадия, рис. 76, Б). «Бродяжки» выходят через выводную шейку спорангия в окружающую

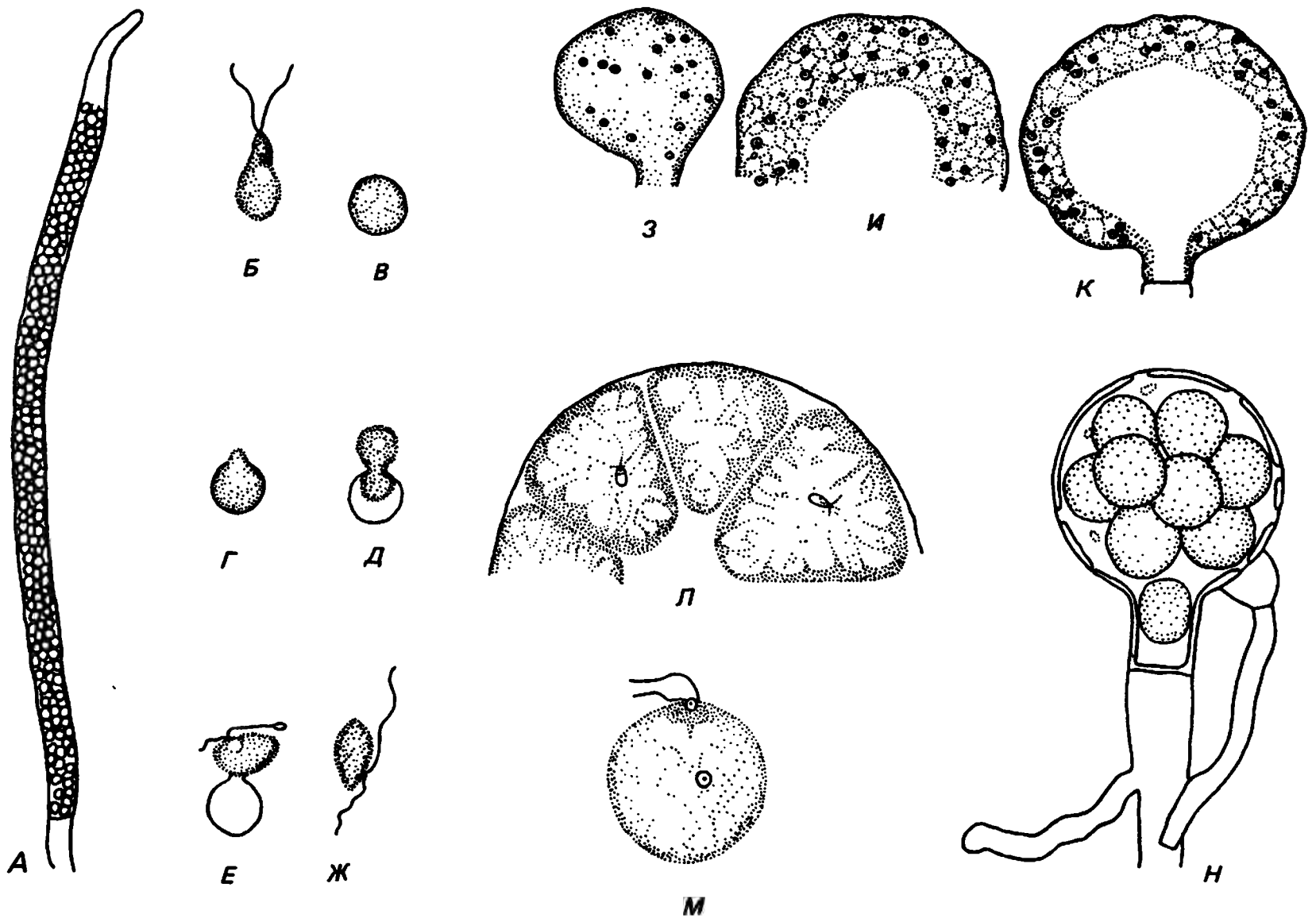


Рис. 76. *Saprolegnia monoica*. А. На конце несущей гифы образовался спорангий с многочисленными зооспорами. Б. Грушевидные зооспоры с апикальными жгутиками. В. Инцистированная зооспора. Г—Е. Прорастание во вторую подвижную стадию. Ж. Почковидная зооспора второй подвижной стадии с боковыми жгутиками. З. Концы гифы расширяются в оогоний. И. Расположение основной массы плазмы с клеточными ядрами у стенки оогония. К. Дегенерация части ядер, деление созревания остальных. Л. Расщепление плазмы на одноядерные участки (оосферы). М. Оплодотворение оосферы ветвью антеридия. Н. Зрелый оогоний с ооспорами (А: $\times 250$; Б—Ж: $\times 950$; З—К: $\times 200$; Л, М: $\times 500$; Н: $\times 250$; А, Н: по Coker W. C. The Saprolegniaceae. Chapel Hill N. C., 201 p., 1923; Б—Ж: по Höhnk W., Amer. J. Bot. 20 [1933] 45—62; З—М: Claussen P., Ber. D. Bot. Ges. 26 [1908] 144—161)

воду, но к прорастанию неспособны, а некоторое время плавают, затем теряют свои жгутики и окружаются клеточной стенкой. Вскоре протопласт освобождается от нее (рис. 76, В—Е) и снова образует жгутики. В противоположность зооспорам, вышедшим непосредственно из зооспорангия, клетки второй расселительной стадии почковидные и плевроконтные (оба жгутика прикреплены сбоку, рис. 76, Ж). Эти вторичные зооспоры также некоторое время плавают, затем образуют клеточные стенки и прорастают гифами в новый таллом.

Наличие двух разных расселительных стадий называют дипланетизмом (диморфизмом); промежуточное инцистирование и прорастание зооспорой, возможно, означает омоложение, однако убедительного объяснения этого явления до сих пор не предложено.

Половое размножение начинается с закладки оогониев, образу-

щихся из коротких ответвлений несептированных основных гиф в виде терминальных округлых или почти округлых вздутий, богатых плазмой (рис. 76, 3). Будущий оогоний отделяется от несущей гифы поперечной перегородкой. Периферическая плазма внутри него уплотняется. Она содержит ядра, из которых большинство дегенерирует, а остающиеся делятся мейотически (рис. 76, И, К). Затем плазма распадается на одноядерные фрагменты, которые, округляясь, превращаются в яйцеклетки (оосферы) (рис. 76, А, М). Тем временем под каждым оогонием как боковой вырост той же гифы развивается антеридий (мужской гаметангий), где ядра также делятся мейотически. Формирование и функция половых органов регулируется, среди прочего, антеридиолом (рис. 57, Г, с. 100). В рамках этой координации каждый антеридий находит по оогонию, а концы их оплодотворяющих отростков — по яйцеклетке внутри оогония, которая и оплодотворяется мужским ядром. Слияние ядер (кариогамия) происходит сразу же; зиготы окружаются двойной клеточной стенкой

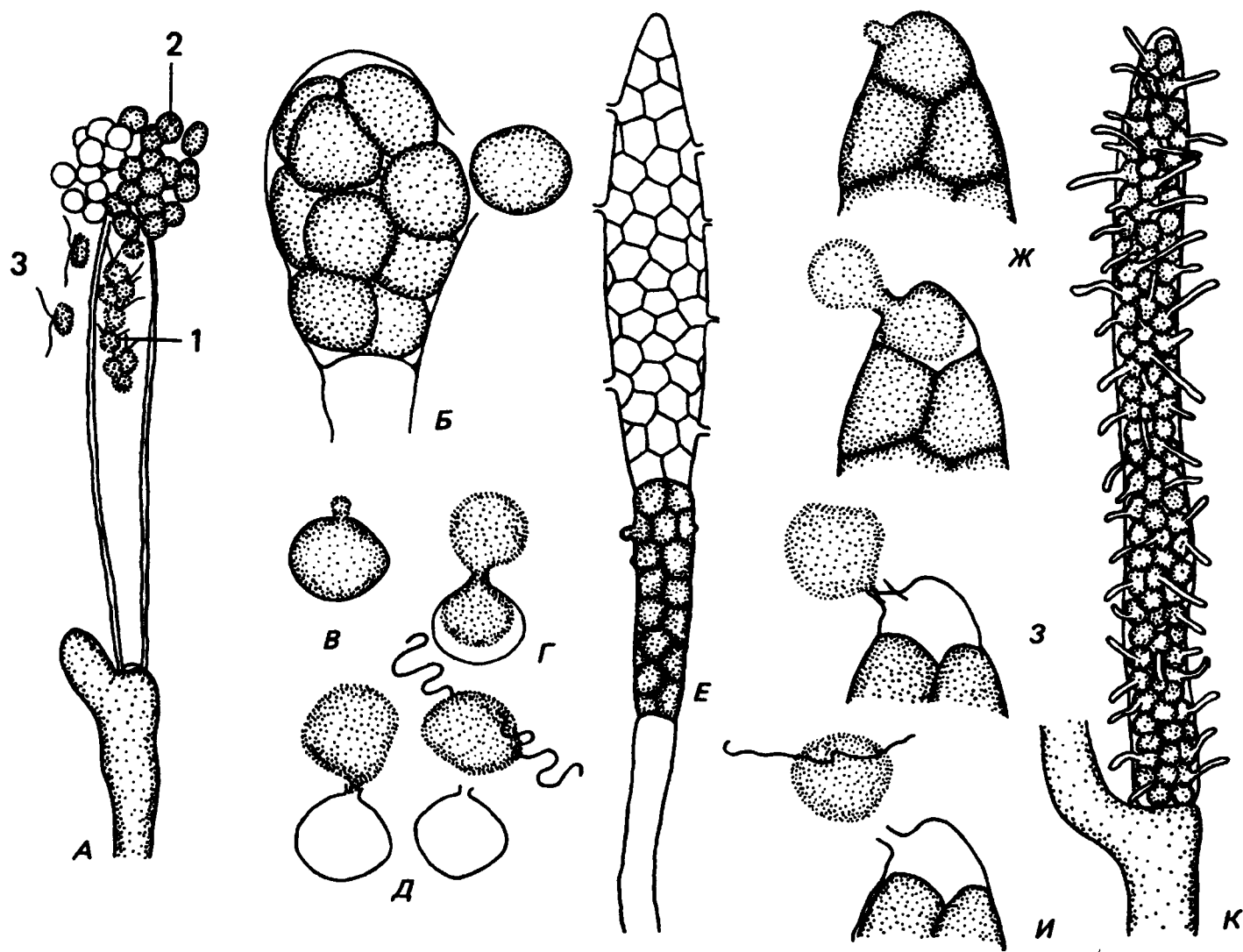


Рис. 77. Представители некоторых родов Saprolegniales. *A. Achlya prolifera*: только что опорожненный зооспорангий. Внутри еще видны зооспоры первой подвижной стадии (1), вверху они уже снова окружены стенкой (2), а слева внизу — две зооспоры второй подвижной стадии (3). *Б—Д. Thraustotheca clavata*. *Б.* Зачатки зооспор, окруженные стенкой, выходят наружу. *В—Д.* Прорастание зооспорами с боковыми жгутиками (подавление первой подвижной стадии). *Е—И. Dictyuchus monosporus*. *Е.* Опорожненный сетчатый спорангий (внизу образуется новый). *Ж—И.* Прорастание; образуются только споры второй подвижной стадии. *К. Aplanes androgynus*; спорангий с прорастающими спорангиоспорами (*А*: $\times 100$; *Б—Д*: $\times 700$; *Е*: $\times 250$; *Ж—И*: $\times 700$; *К*: $\times 200$; *А, К*: по de Bary F., Bot. Ztg. 46 [1888]; *Б—И*: по Weston W. H., Ann. Bot. 32 [1918] 155—173)

и становятся ооспорами (рис. 76, *Н*). Они прорастают (как правило, после длящегося несколько месяцев периода покоя) спорангиями или гифами.

В разных эволюционных линиях Saprolegniales ход бесполого размножения существенно изменяется за счет поэтапной редукции дипланетизма: у *Pythiopsis* выпадает вторая расселительная стадия, у *Achlya*—*Thraustotheca*—*Dictyuchus* (рис. 77, *А*—*И*)—первая; наконец у *Aplanes* зооспор вообще не образуется, и дифференцирующиеся в спорангии споры прорастают *in situ* гифами (рис. 77, *К*).

Половое размножение у всех Saprolegniales весьма сходно. У некоторых родов (*Achlya*, *Aphanomyces*, *Leptolegnia*) число женских ядер в оогонии может сокращаться до одного, и возникает единственная ооспора. Известны двудомные виды, т. е. талломы, развивающиеся из одной споры, образуют либо мужские, либо женские гаметангии (например, у

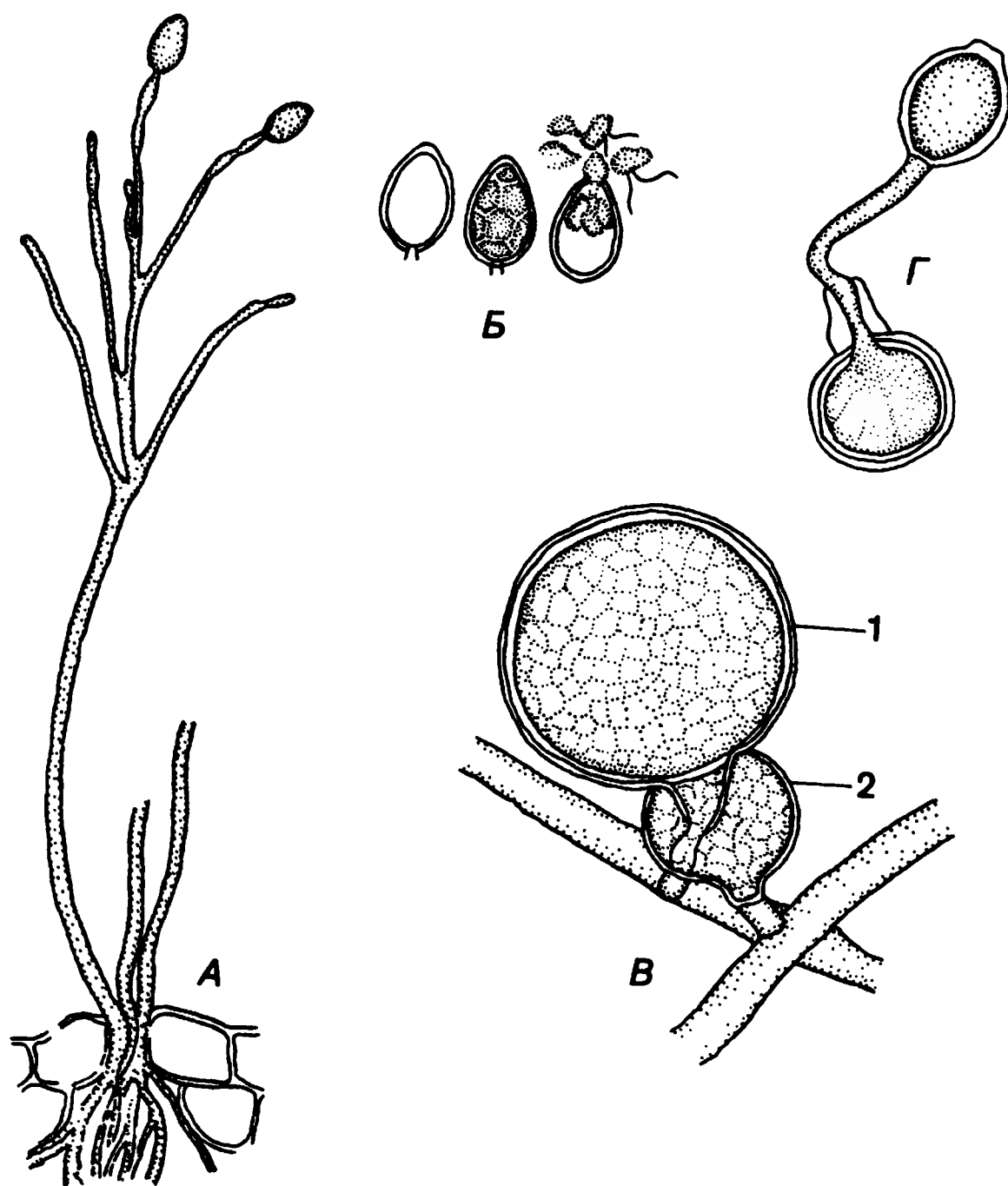


Рис. 78. *Phytophthora infestans* *А*. Пучок спороносных гиф (спорангиеносцев) со спорангиями выходит из устьица листа картофеля. *Б*. Спорангии с вылупляющимися зооспорами. *В*. Оогоний (1), ножка которого проросла через расположенный ниже антеридий (2). *Г*. Прорастающая ооспора с развивающимся спорангием (*А*: $\times 100$; *Б*: $\times 200$; *В*: $\times 240$; *Г*: $\times 150$; *А*, *Б*: по Frank A. B. Die pilzparasitären Krankheiten, Breslau 1876; *В*, *Г*: Galindo J. A., Gallego M. E., Phytopath. 50 [1960] 123—128)

Achlya bisexualis); однако в этом порядке однодомность встречается значительно чаще.

Как и *Saprolegnia monoica*, большинство Saprolegniales обитает на дестрите в воде или влажной почве. Некоторые виды, кроме того, могут поселяться на водных животных. Среди них *Saprolegnia parasitica* и ряд других видов этого же рода («рыбные плесени») имеют большое хозяйственное значение.

Peronosporales. Возбудитель ложной мучнистой росы (гнили ботвы и клубней) картофеля *Phytophthora infestans* начинает развитие с зооспор (иногда с непосредственно прорастающих спорангиев), проростковые гифы которых проникают в ткани хозяина через устьица и образуют обильный интраматрикулярный мицелий. Через несколько дней из устьиц выходят наружу пучки спорангиеносцев, отшнуровывают на концах спорангии и растут дальше, причем только что возникшие спорангии сдвигаются в сторону и отпадают. Этот процесс многократно повторяется (рис. 78, А). Если опавшие спорангии пассивно достигнут подходящей среды (например, окажутся на влажном от росы или дождя листе картофеля), они прорастут в инфекционные зооспоры с латеральными жгутиками, которые в течение небольшого времени активно движутся в капле воды (рис. 78, А). При определенных внешних условиях, например низкой температуре, зооспоры останавливаются в развитии и иногда снова дедифференцируются; тогда спорангии прорастают непосредственно гифами.

Так как бесполое поколение при влажной и теплой погоде следует друг за другом через каждые несколько дней, причем это размножение сопровождается значительным поэтапным увеличением числа зачатков, целое картофельное поле, если не принять действенных мер, за короткое время оказывается зараженным.

При половом размножении, до сих пор наблюдавшемся лишь несколько раз (перезимовки мицелия на картофельных клубнях или оставшейся после уборки ботве в средних широтах вполне достаточно для начала новой эпифитотии), женская ветвь гифы прорастает через антеридий (мужской гаметангий) и формирует над ним оогоний (рис. 78, В). Внутри последнего плазма дифференцируется на центральную, всегда одноядерную оосферу и постенную периплазму с многочисленными постепенно дегенерирующими ядрами. Ядро оосферы еще раз делится, и одно из двух дочерних ядер отмирает. После оплодотворения (плазмогамии), слияния ядер (кариогамии) и исчезновения оплодотворяющего отростка оосфера окружается стенкой (эндоспорием), которая покрывается образующимся из периплазмы эписпорием (внешней оболочкой). После периода покоя диплоидная ооспора при благоприятных условиях прорастает. Проростковая гифа выходит преимущественно через ножку оогония и антеридий и образует (первичный) спорангий.

Phytophthora infestans — гетероталлический вид. Его особенность в том, что некоторые штаммы образуют преимущественно мужские, а другие — в основном женские гаметангии.

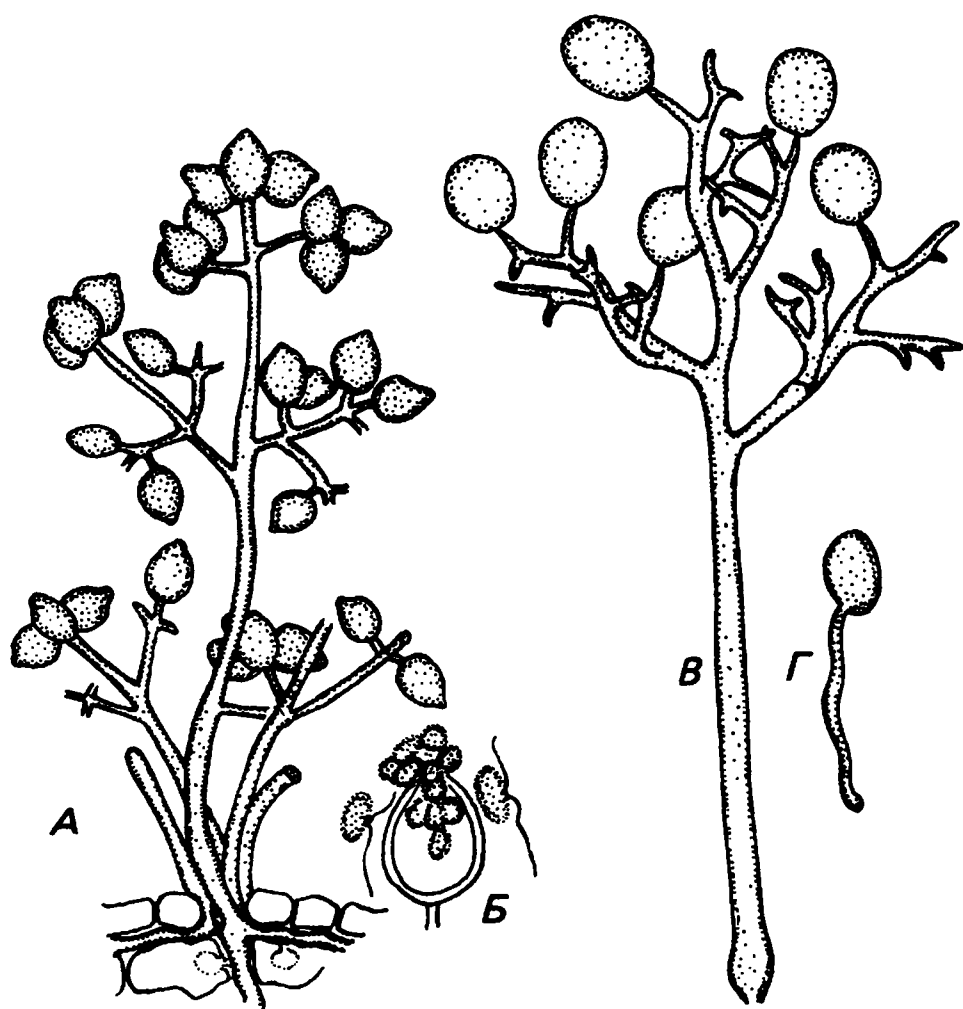
Морфологические и биологические тенденции среди Peronosporales позволяют проследить их эволюционное развитие.

Зооспорангии превращаются в конидии. У видов рода *Pythium* прочно связанные с несущей гифой зооспорангии прорастают зооспорами (которые у всех Peronosporales не дипланетные, а с самого начала соответствуют второй расселительной стадии). У *Phytophthora* (например, у *Ph. infestans*) спорангии распространяются как конидии, но прорастают зооспорами, хотя при особых внешних условиях могут давать непосредственно проростковые трубки. Это особенно относится к родам *Plasmopara* (например — *P. viticola*, возбудитель ложной мучнистой росы, или милдью, винограда, рис. 79, А, Б) и *Pseudoperonospora* (*Pseudoperonospora humuli* — возбудитель ложной мучнистой росы, или «колосовидности», хмеля). В обоих случаях опадающие конидиеподобные спорангии разносятся ветром, при одних условиях прорастают зооспорами, при других — гифами. Гомологичные спорангиям органы видов *Peronospora* прорастают только гифами (рис. 79, В, Г).

Несущие спорангии гифы превращаются в конидиеносцы. В пределах рода *Pythium* спорангии по форме иногда едва отличимы от вегетативных гиф. У *Phytophthora* они уже четко дифференцированы и легко отделяются от несущих структур, однако последние могут расти дальше и ведут себя подобно вегетативным гифам. У *Plasmopara*, *Pseudoperonospora* и *Peronospora* спорангиеносцы (они же конидиеносцы) уже четко различимы морфологически, причем их облик видоспецифичен. Конидии *Peronospora* могут даже активно «отстреливаться».

Сапротрофы-убиквисты дают начало высокоспецифичным паразитам. Эволюционно примитивными следует считать некоторые виды *Pythium*.

Рис. 79. А, Б, *Plasmopara viticola*: А — спорангиеносец; Б — спорангий с вылупляющимися зооспорами. В, Г. *Peronospora ranunculi*. В — конидиеносец; Г — прорастающая конидия (А, В, Г: $\times 200$; Б: $\times 400$; А, Б: по Frank A. B. Die pilzparasitären Krankheiten, Breslau 1876; Г. Д. по Gäumann E., Beitr. Kryptfl. Schweiz 5 (4) [1923] 1—360)



Они растут на разных субстратах, например, в почве или как неспецифичные пертофиты, и без труда культивируются в лаборатории. На противоположном полюсе — такие высокоспециализированные паразиты, как облигатно биотрофные *Plasmopara* и *Peronospora*. Между двумя крайними вариантами множество промежуточных. Так, многие штаммы *Phytophthora* в чистой культуре требуют для споруляции особых условий. Эволюционная продвинутость характеризуется, кроме того, сужением круга хозяев: отдельные паразитические виды *Pythium* поражают множество неродственных между собой таксонов растений, а в роде *Peronospora* встречаются видо- и даже расоспецифичные паразиты.

Хозяева многочисленных паразитов из порядка *Peronosporales* — преимущественно высшие растения и лишь как исключение животные; например, вид *Zoophagus tentaculum* с помощью чувствительных к контакту гиф удерживает и переваривает коловраток (рис. 22, с. 046).

Среди фитопатогенов заслуживают внимания следующие виды.

Pythium debaryanum — возбудитель корневого ожога (корневой гнили) всходов (например, сахарной свеклы, овощей) — вегетирует в почве на органических остатках и убивает или повреждает в зоне действия своих токсинов все чувствительные ткани растений, которые потом заселяет.

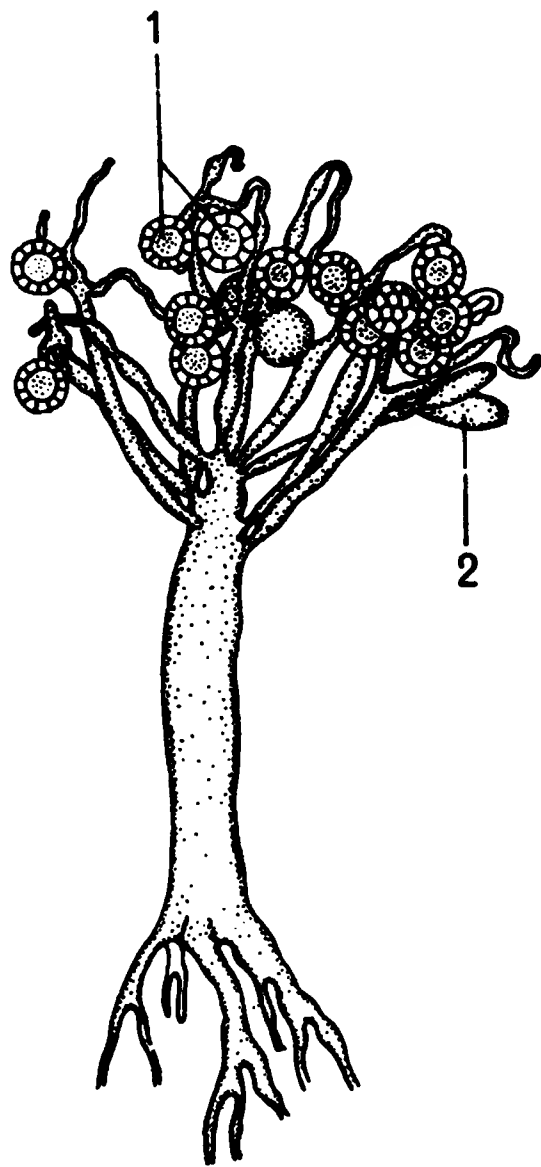
К симптомам поражения видами *Pythium* относятся так называемые болезни корневой шейки, которые иногда приводят к полеганию, особенно проростков.

Phytophthora infestans (ср. с. 176), — пожалуй, важнейший среди *Peronosporales* патоген. Этот гриб также растет на предварительно поврежденной токсинами ткани хозяина. Паразитическая специализация по сравнению с *Pythium* проявляется в том, что сначала поражаются, убиваются и заселяются только отдельные части растения (например, небольшие зоны листовой пластинки), и в целом оно остается жизнеспособным. В результате гриб обитает и размножается на своем естественном хозяине значительно лучше, чем на большинстве других субстратов (например, на лабораторных питательных средах). *Ph. infestans* была причиной тяжелых эпифитотий картофеля, вызвавших голод и вздорожание продовольствия на обширных территориях Западной и Центральной Европы, особенно между 1845 и 1850 гг. Позднее удалось наладить борьбу с болезнью с помощью фунгицидов, которыми опыливаются или опрыскиваются еще здоровые растения. Разводится также все больше устойчивых сортов картофеля. Однако до сих пор для проведения и дальнейшей разработки мер по защите растений от фитофтороза требуется множество квалифицированных, в том числе научных работников.

Phytophthora и другие виды *Peronosporales* вызывают «ложную мучнистую росу» в отличие от «настоящей», возбудители которой относятся к аскомицетам порядка *Erysiphales* (см. с. 242).

Другие важные болезни растений — ложная мучнистая роса винограда (милдью) (*Plasmopara viticola*, рис. 79, А) и голубая плесень табака (*Peronospora tabacina*, ср. с. 142).

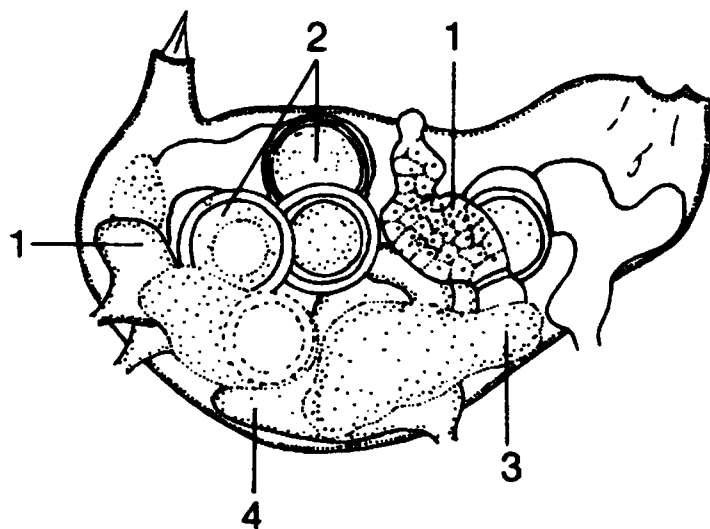
Рис. 80. *Araiospora pulchra* с толстостенными ооспорами (1) и тонкостенными зооспорангиями (2) ($\times 50$; по Sparrow F. K.: Aquatic Phycomycetes, Univ. Michigan Press. Ann Arbor 1960)



Leptomitales. Этот порядок объединяет обитающих в воде сапротрофов, которые отличаются гифами с регулярно расположенными перетяжками, но без перегородок. Как и у Peronosporales, в оогонии образуется единственная ооспора. Зооспоры у некоторых форм (как и у Saprolegniales) дипланетные. У ряда представителей семейства Leptomitaceae подавлена вторая подвижная стадия, а в семействе Rhipidiaceae — первая (например, у *Araiospora pulchra* рис. 80). В клеточных стенках некоторых видов наряду с целлюлозой обнаружен хитин.

Lagenidiales. Этот порядок охватывает микроскопические, голокарпные, эндобиотические формы простого строения. Вегетативное тело состоит из одной-единственной клетки, мелкого септированного мицелия или из голого, иногда распадающегося на части, таллома. Кроме антери-

Рис. 81. *Myzocyttium zoophthorum*. Таллом (внутри коловратки) со спорангием (1), ооспорами (2), голыми (3) и окруженными клеточной стенкой (4) частями ($\times 320$; по Sparrow F. K.: Aquatic Phycomycetes, Univ. Michigan Press, Ann Arbor 1960)



диев и оогониев конъюгировать между собой могут и простые талломы. Эти грибы паразитируют на водорослях, низших грибах, микроскопических животных (например, *Myzocythium zoophthorum*, рис. 81) или корнях хлебных злаков (*Lagena radicularis*).

Hyphochytriomycota

Отдел включает один-единственный класс — Hyphochytriomycetes¹.

Hyphochytriomycetes

Представители этого класса (их всего лишь около 20) морфологически сходны с хитридиомицетами, а биохимически — с оомицетами, однако четко отличаются и от тех и от других клеточной организацией зооспор (рис. 88, Е, см. с. 190) и присутствием только одного апикального перистого жгутика (ср. табл. 20, с. 159). Этот класс нельзя однозначно отне-

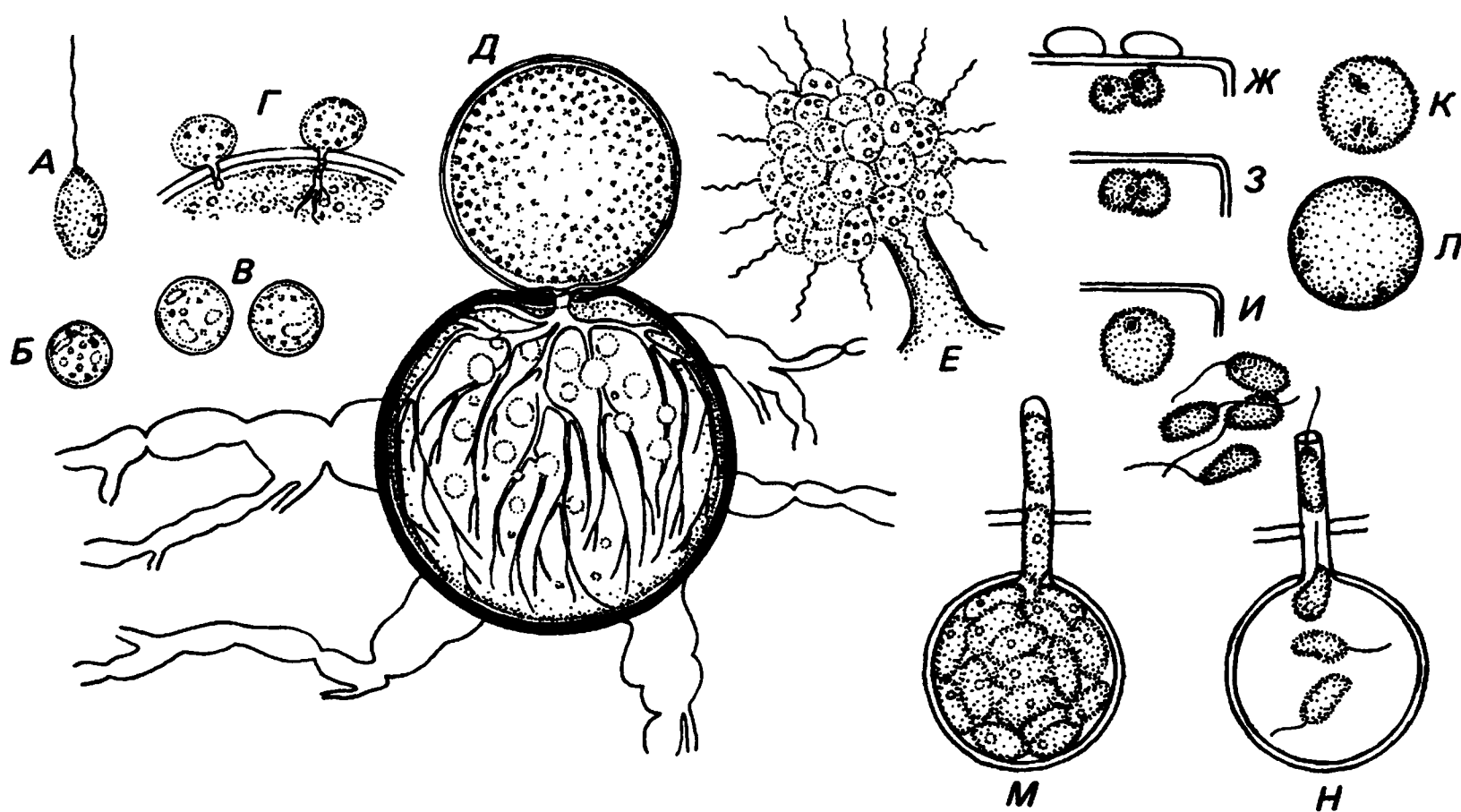


Рис. 82. А — Е. *Rhizidiomyces parasiticus*. А. Зооспора с апикальным перистым жгутиком. Б, В. Инцистирующиеся зооспоры. Г. Зооспоры с ризоидами на клетке хозяина. Д. Зрелый таллом на спорангии *Rhizophlyctis* и внутри него. Е. Расщепление на зооспоры после разрушения стенки спорангия. Ж — Н. *Anisopidium ectocarpi*. Ж. Заражение клетки хозяина несколькими протопластами. З, И. Копуляция голых протопластов. К, Л. Ядерное деление и образование клеточной стенки. М. Разрастание в покоящуюся спору, которая после редукционного деления распадается на зооспоры. Н. Зооспоры высвобождаются через выводную шейку (А — Е: $\times 600$; Ж — Н: $\times 1800$; по Karling J. S. Amer. J. Bot. 30 [1943] 637—648)

¹ Во многих системах классы Oomycetes и Hyphochytriomycetes объединяются в один отдел (Oomycota, или Pantonomycota). — Прим. пер.

сти ни к одному таксону более высокого ранга, поэтому он должен рассматриваться как самостоятельная эволюционная линия.

Акроконтно-одножгутиковые зооспоры *Anisolpidium ectocarpi*, осев на подходящем хозяине (например, бурой водоросли из рода *Ectocarpus*), образуют после исчезновения жгутиков клеточные стенки и переливают внутрь него свои протопласты. Бесполое размножение примерно такое же, как у Chytridiales (см. с. 181), с которыми есть сходство в половом процессе. После заражения клетки хозяина разными зооспорами в ней могут происходить попарные слияния протопластов (рис. 82, Ж, 3); за плазмогамией тут же следует кариогамия (рис. 82, И), и диплоидное ядро несколько раз делится митотически (рис. 82, К, Л). Тем временем зигота разрастается в многоядерную покоящуюся спору (рис. 82, Л), которая позже превращается в зооспорангий. Внутри него, предположительно после редукции числа хромосомных наборов, обособляются зооспоры, которые в конце концов высвобождаются через выводную шейку (рис. 82, М, Н).

Rhizidiomyces parasiticus заселяет хозяина (например, *Rhizophlyctis* из Chytridiales) иным образом. Из инцистированной зооспоры в его клетку внедряются плазменные нити (ризоиды, рис. 82, Г), т. е. только часть протопласта, которая и питает основную массу остающегося снаружи паразита. Она увеличивается, окружается клеточной стенкой и превращается в зооспорангий (рис. 82, Д). После нескольких митотических делений ядер и разрушения стенки его содержимое распадается на зооспоры (рис. 82, Е).

Chytridiomycota

Отдел включает один-единственный класс — Chytridiomycetes.

Chytridiomycetes

Представители этого класса (500—600 видов) живут в воде, во влажной наземной среде, паразитируют на растениях или низших животных. В ходе бесполого размножения в спорангиях образуются опистоконтно-одножгутиковые зооспоры (с единственным гладким базальным жгутиком). Основа клеточной стенки хитиново-глюкановая, как и у важнейших представителей Fungi, которым соответствуют также биосинтез лизина и триптофана (табл. 20, с. 159 и 24, с. 194)¹. Половое размножение в пределах класса варьирует.

1. Копуляция. а) Гаметогамия. Две не отличимые от зооспор планогаметы объединяются в зиготу (изогамная копуляция). Из нее развивается диплоидный таллом или непосредственно (например, у *Synchytrium*

¹ На основании прежде всего этих особенностей хитридиомицетов и классы, отнесенные в данной книге к «настоящим грибам» (Fungi), часто объединяют в один отдел.— Прим. пер.

taraxaci, см. с. 187) покоящаяся спора. Планогаметы копулируют и у *Allomyces arbuscula* (см. с. 188), но у этого вида они неодинаковы по величине и окраске (гетерогамия) и образуются в различных внешне спорангиях (гаметангиях). У *Rhizophyidium ovatum* (см. с. 183) копуляция задерживается и происходит только после втягивания зооспорами жгутиков и образования вокруг них клеточных стенок; мужская гамета переливает все свое содержимое в женскую.

б) **Таллогамия (соматогамия).** У *Polyphagus euglenae* мужской таллом образует тонкий безъядерный вырост плазмы, который, достигнув центрального пузыря женского таллома, вздувается (см. с. 185). Мужское ядро и содержимое женского центрального пузыря переходят в это вздутие.

в) **Оогамия.** В особых женских (оогониях) и мужских (антеридиях) гаметангиях развиваются соответственно женские или мужские гаметы. Первые неподвижны; это крупные голые плазменные шары (оосферы = яйцеклетки). Мужские планогаметы обычно несколько мельче зооспор того же вида; они движутся к оогонию и сливаются с оосферой в зиготу, которая у некоторых форм подвижна. Такой половой процесс встречается у Monoblepharidales (см. с. 190).

2. Образование и прорастание покоящихся спор. В большинстве случаев из зиготы непосредственно развивается диплоидная покоящаяся спора, окруженная прочной клеточной стенкой. Однако у *Allomyces* (см. с. 188) зигота сначала дает диплоидный «заросток», на котором позже образуются покоящиеся споры.

Они прорастают либо непосредственно, т. е. после редукционного деления внутри них развиваются гаплоидные зооспоры, выходящие наружу через пору (например, у *Allomyces arbuscula*, с. 187), либо сначала их недифференцированное содержимое выходит наружу, окружается клеточной стенкой и только после этого распадается (например, у *Rhizophyidium sp.*, рис. 83). По последнему типу ведут себя и покоящиеся споры *Polyphagus euglenae* (см. с. 185), только здесь два гаплоидных половых ядра сливаются не сразу после объединения протопластов, а остаются в покоящейся споре самостоятельными; кариогамия происходит только в вырастающем из нее зооспорангии. Затем следуют мейоз, несколько митозов и распад плазмы по типу, изображенному на рис. 31, на одноядерные фрагменты, которые превращаются в зооспоры.

3. Бесполое размножение. Содержимое зооспорангиев, встречающихся у всех хитридиомикетов, разделяется, как у оомицетов и зигомицетов (рис. 31, см. с. 61); виды различаются характером вскрывания выводного сосочка: крышечкой (оперкулятно) или возникающей за счет лизиса порой (иноперкулятно). Форма отверстий у Chytridiales родо- или видоспецифична; у прочих порядков преобладает иноперкулятный тип. Расположение клеточных органелл в зооспорах Blastocladales и у Monoblepharidales однообразно, тогда как у Chytridiales известны разные типы организации (рис. 88, см. с. 190); специфичен для порядков также вид

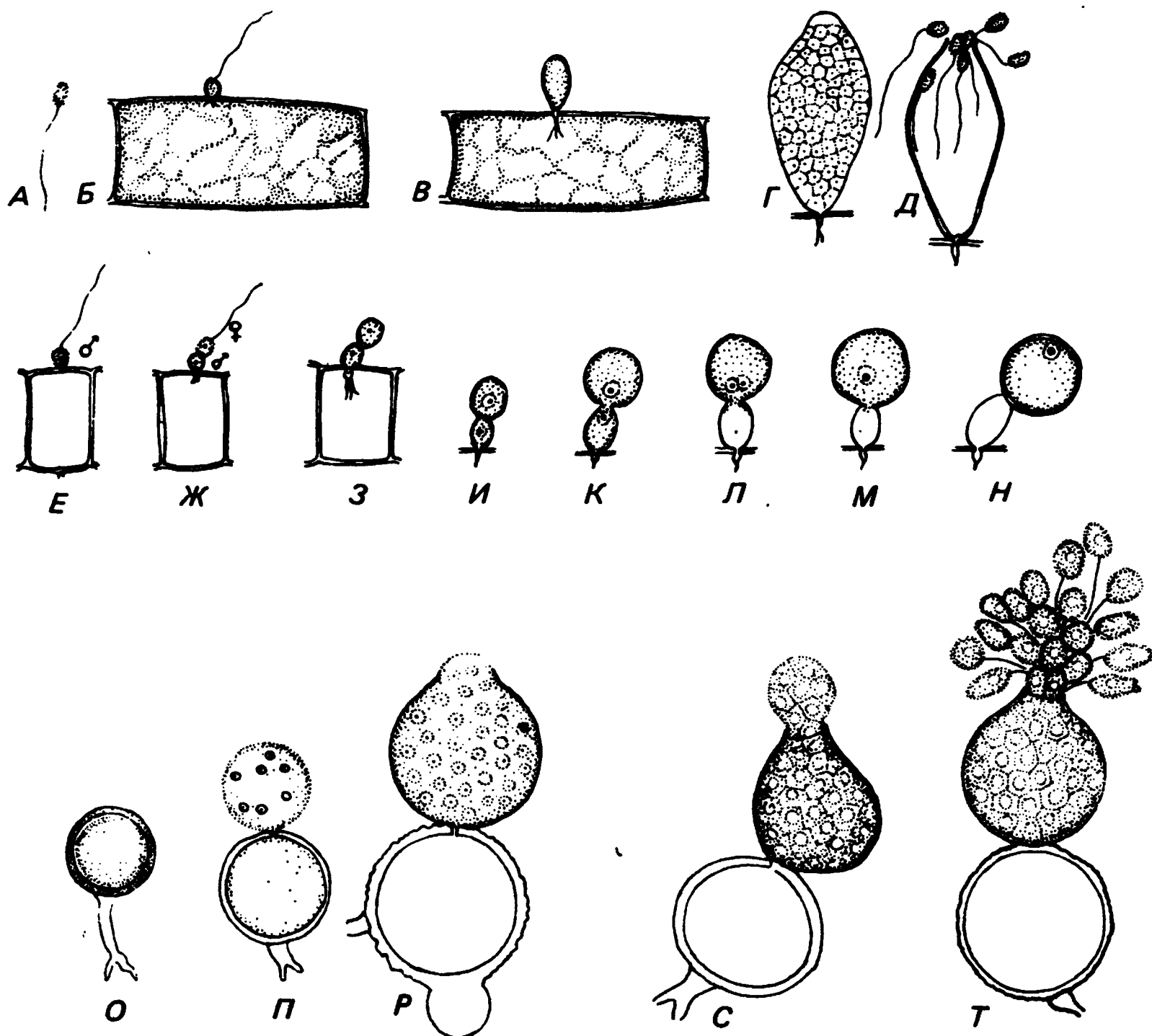


Рис. 83. *A—H. Rhizophydium ovatum* (голокарпный организм). *A.* Зооспора. *Б, В.* Стадия заражения с образованием ризоидов. *Г, Д.* Разрастающийся из зооспоры и созревающий спорангий, который высвобождает зооспоры через пору на вершине. *Е.* Мужская гамета, переходящая на хозяине в состояние покоя. *Ж.* Женская гамета, сидящая на мужской. *А.* Втягивание жгутиков. *И—М.* Копуляция: мужская гамета переливает свое содержимое (плазму и ядро) в разрастающуюся женскую. *Н.* Разрастание шаровидной зиготы. *О—Т. Rhizophydium sp.* Проращивание покоящейся споры зооспорангием (*А—Н:* $\times 800$; *О—Т:* $\times 1500$; *И—М:* по Couch J. Mycologia 27 [1935] 160—175; *О—Т:* по Karling J. S., Bull. Torrey Bot. Cl. 66 [1939] 281—286)

проращивания зооспор (одной или двумя проростковыми трубками, монополярно, биполярно).

В табл. 23 сопоставлены важнейшие признаки четырех порядков хитридиомикетов.

Chytridiales. У паразита водорослей (например, *Stigeoclonium* из Chlorophyta) *Rhizophydium ovatum* голые, размером всего в несколько микрометров, зооспоры прикрепляются к хозяину, втягивают жгутики, окружаются клеточной стенкой и образуют тонкие безъядерные плазматические нити (ризоиды), внедряющиеся в его клетку. Постепенно экстраматриальная часть разрастается в зооспорангий, заметный на инфициро-

Таблица 23. Порядки Chytridiomycetes

Порядок	Таллом	Спороноше- ние	Оплодотво- ре- ние	Прорастание зооспор	Примеры
Chytridiales	Слабо раз- вит; гифы не- септирован- ные	Голокарп- ное, из- редка эвкарпное	Копуляция планогамет или таллога- мия	Монополяр- ное	Рис. 83
Blastocla- diales	Система обычно не- септирован- ных гиф	Эвкарпное	Копуляция- планогамет	Биполярное	Рис. 86
Harpochyt- riales	Простой (не- разветвленный) с присоской	Эвкарпное	Неизвестно	Монополяр- ное	Рис. 97, А, Б
Monoble- pharidales	Система не- септирован- ных или се- птированных гиф	Эвкарпное	Оогамия	Биполярное	Рис. 87

ванной особи как микроскопически мелкий пузырек. Его ядро многократ-
но митотически делится, и плазма распадается на одноядерные фрагмен-
ты, которые превращаются в зооспоры. Они выходят через верхушечную
пору (*Rhizophydium* иноперкулятен) в окружающую воду, чем и заверша-
ется бесполой цикл (рис. 83, А — Е).

За счет выполнения зооспорами функции гамет гриб может размно-
жаться половым путем. Морфологически это изменение функции никак
не выражается. Мужские и женские гаметы различимы только по поведе-
нию (гетерогамия). Мужская гамета прикрепляется к поверхности хозяи-
на и окружается клеточной стенкой. Женская прикрепляется к ней и также
образует стенку. Между обеими клетками возникает пора, через которую
все одноядерное содержимое мужской гаметы переходит в женскую.
Ядра сливаются, и из зиготы развивается толстостенная покоящаяся спо-
ра, в то время как сидящая на хозяине мужская клетка с помощью ризои-
дов обеспечивает питание системы. Внутри покоящейся споры происхо-
дит мейоз, после чего она как зооспорангий высвобождает через пору га-
плоидные зооспоры (рис. 83, Е — Н).

У некоторых видов *Rhizophydium* покоящаяся спора ведет себя, как
проспорангий; эндоспорий вместе с содержимым выпячивается из него
через пору наружу и окружается тонкой стенкой; только после этого
образуются зооспоры (рис. 83, О — Т).

Совершенно другой тип развития у *Polyphagus euglenae* (рис. 84), пара-
зита разных видов *Euglena* (Euglenophyta). Зооспора останавливается пос-
реди колонии водорослей, и из нее к нескольким находящимся поблизо-

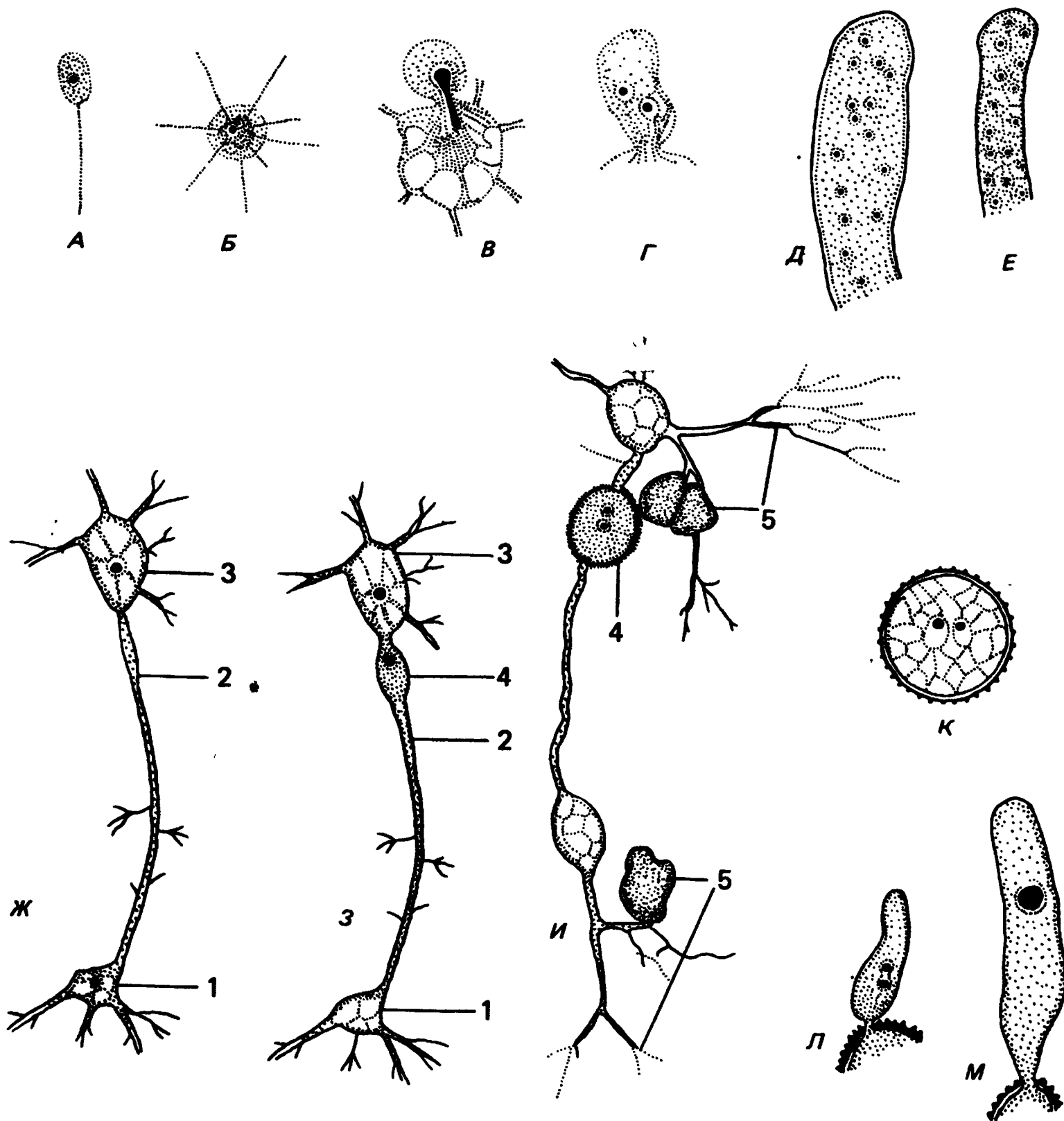


Рис. 84. *Polyphagus euglenae*. А — Е. Бесполовая фаза. А. Зооспора. Б. Молодой таллом: центральный пузырь и несколько ризоидов. В. Центральный пузырь зрелого таллома; начало отпочковывания спорангия в тот момент, когда единственное ядро протискивается через узкий проход. Г. Молодой спорангий; клеточное ядро один раз поделилось. Д, Е. Стадии созревания спорангия. Д. После интенсивной фазы деления клеточного ядра плазма начинает распадаться на одноядерные фрагменты (Е). Ж — М. Половая фаза. Ж. Идущая от центрального пузыря мужского таллома (1) «поисковая» гифа (2) достигла центрального пузыря женского таллома (3) и начинает здесь вздуваться. 3. Мужское ядро переходит во вздутие (4), которое позже превратится в покоящуюся спору. И. Окруженная твердой стенкой покоящаяся спора (4) с парой ядер; показаны два таллома с инфицированными клетками *Euglena* (5). К. Покоящаяся спора. Л. Прорастающая покоящаяся спора: оба половых ядра переходят в проростковый спорангий. М. Молодой проростковый спорангий с диплоидным ядром (А — Е: $\times 1000$; Ж, 3: $\times 300$; И — М: $\times 400$; А — 3, К — М: по Wager H., Ann. Bot. 27 [1913] 173—202; И: по Bartsch A. F., Mycologia 37 [1945] 553—570]

сти клеткам хозяина вырастают ризоиды. Во время этой вегетативной фазы она превращается в крупный центральный пузырь, который не сам становится спорангием, а отпочковывает его. Все время остающийся одноклеточным и одноядерным таллом может поражать до 50 клеток *Euglena*.

При половой дифференцировке *P. euglenae* мужской таллом в среднем мельче женского. Из его центрального пузыря по направлению к центральному пузырю женского таллома вырастает безъядерный плазменный вырост, образующий на месте соприкосновения с ним или несколько ниже вздутие, куда переходят ядра и большая часть цитоплазмы обеих особей. Увеличившись в размерах, это вздутие окружается прочной стенкой с шиповатой орнаментацией и превращается в покоящуюся спору. Во время ее развития прочие части талломов разрушаются. Слияние двух половых ядер задерживается до тех пор, пока покоящаяся спора не прорастет зооспорангием. Только в молодом первичном зооспорангии происходят последовательно кариогамия, мейоз, митозы и распад плазмы на одноядерные фрагменты (рис. 84, Ж—М).

Роды *Synchytrium* и *Olpidium* раньше относили не к Chytridiales, а из-за временами голого таллома — к «Archimycetes». Их цикл развития определенным образом отличается от свойственного другим представителям порядка.

Synchytrium taraxaci (рис. 85) — облигатный паразит некоторых видов одуванчика (*Taraxacum*) — вызывает появление на их листьях многочисленных мелких оранжево-желтых галлов. Зооспора, попав на влажный от росы или дождя лист хозяина, прободает тонкой проростковой трубкой кутикулу и переливает свой протопласт в клетки эпидермы. Одноядерный плазмодий сперва, как у *Plasmodiophora* (см. с. 167), голый. По мере разрастания в сорус и окружения стенкой он стимулирует аномальное увеличение пораженной клетки. Позже он делится на многоядерные фрагменты, которые также окружаются клеточными стенками и созревают в зооспорангии с зооспорами. Бесполой цикл протекает довольно быстро и обеспечивает сильное распространение гриба; высвобождающиеся зооспоры сразу же способны к прорастанию.

В более старых листьях образуются покоящиеся споры. Две неотличимые от бесполой зооспоры планогаметы сливаются перед заражением в зиготу. Проникнув в хозяина, она постепенно разрастается в шаровидную толстостенную покоящуюся спору. Внутри последней после перезимовки, как в зооспорангии вегетативной фазы, образуются зооспоры (рис. 85).

Chytridiales, объединяющие несколько сотен видов, — сапробионты или паразиты, живущие в воде, влажной почве, поражающие цветковые растения и высшие грибы. Большинство из них микроскопически мелкие, морфологически мало дифференцированные формы. Они могут, как *Polyrhagus euglenae*, за короткое время вызывать тяжелые эпифитотии и затем снова быстро исчезать. Многие виды удается культивировать в лабо-

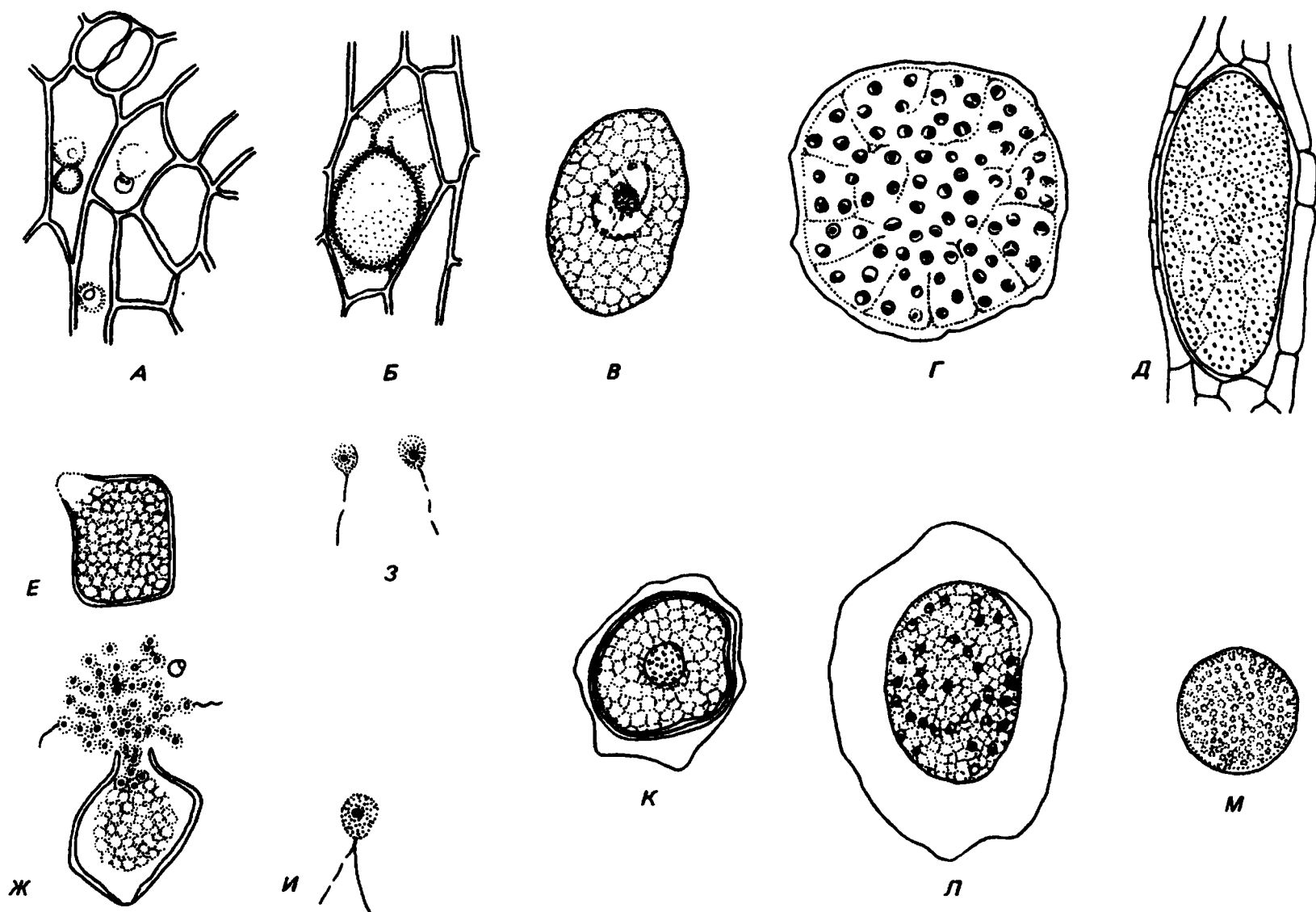


Рис. 85. *Synchytrium taraxaci*. А. Прорастающие зооспоры на поверхности хозяина. Б. Молодой голый таллом в клетке хозяина. В. Одноядерный таллом. Г. Многоядерный сорус и начало деления на многоядерные спорангии. Д. Сорус с множеством молодых спорангиев. Е. Отдельный спорангий с начинающимся разделением на одноядерные части. Ж. Зрелый спорангий, высвобождающий зооспоры. З. Две планогаметы. И. Молодая зигота. К. Одноядерная (диплоидная) покоящаяся спора. Л, М. Многоядерные покоящиеся споры перед прорастанием (А — Ж: $\times 250$; З — И: $\times 1000$; К — М: $\times 250$; А, Б, Д — И, М: по de Bary A., Woronin M., Ber. Naturf. Ges. Freiburg 3 [1863] 22—61; В: по Rytz W., Beih. Bot. Centralbl. 34, Bd. II [1917] 343—372; Г: по Karling J. S., *Synchytrium*, Acad. Press, N. Y 1964, 470 p. Löwenthal W., Z. Krebsforsch. 3 [1905] 46—60)

ратории — на обычных питательных средах или разводимых растениях-хозяевах. К важным фитопатогенам относятся *Synchytrium endobioticum* (рак картофеля) и *Olpidium brassicae* («черная ножка» капусты).

Тонкая структура зооспор у Chytridiales разнообразна. По расположению митохондрий, комплексов липоидных капель-цитосом (микротелец) и рибосом (объединенных в один ядерный колпачок или же рассеянных в цитоплазме) выделяют несколько их типов (рис. 88, А — Г). В этом плане наблюдаются также четкие отличия от других порядков (рис. 33, с. 62 и рис. 88, д).

Blastocladales. *Allomyces arbuscula* — сапробионт. На субстрате (например, трупах насекомых) он образует прямостоячие, напоминающие деревца системы гиф, которые в зависимости от того, гаплоидны они или диплоидны, несут либо дифференцированные по половому признаку гаметангии, либо покоящиеся споры и зооспорангии. Развитие начинается

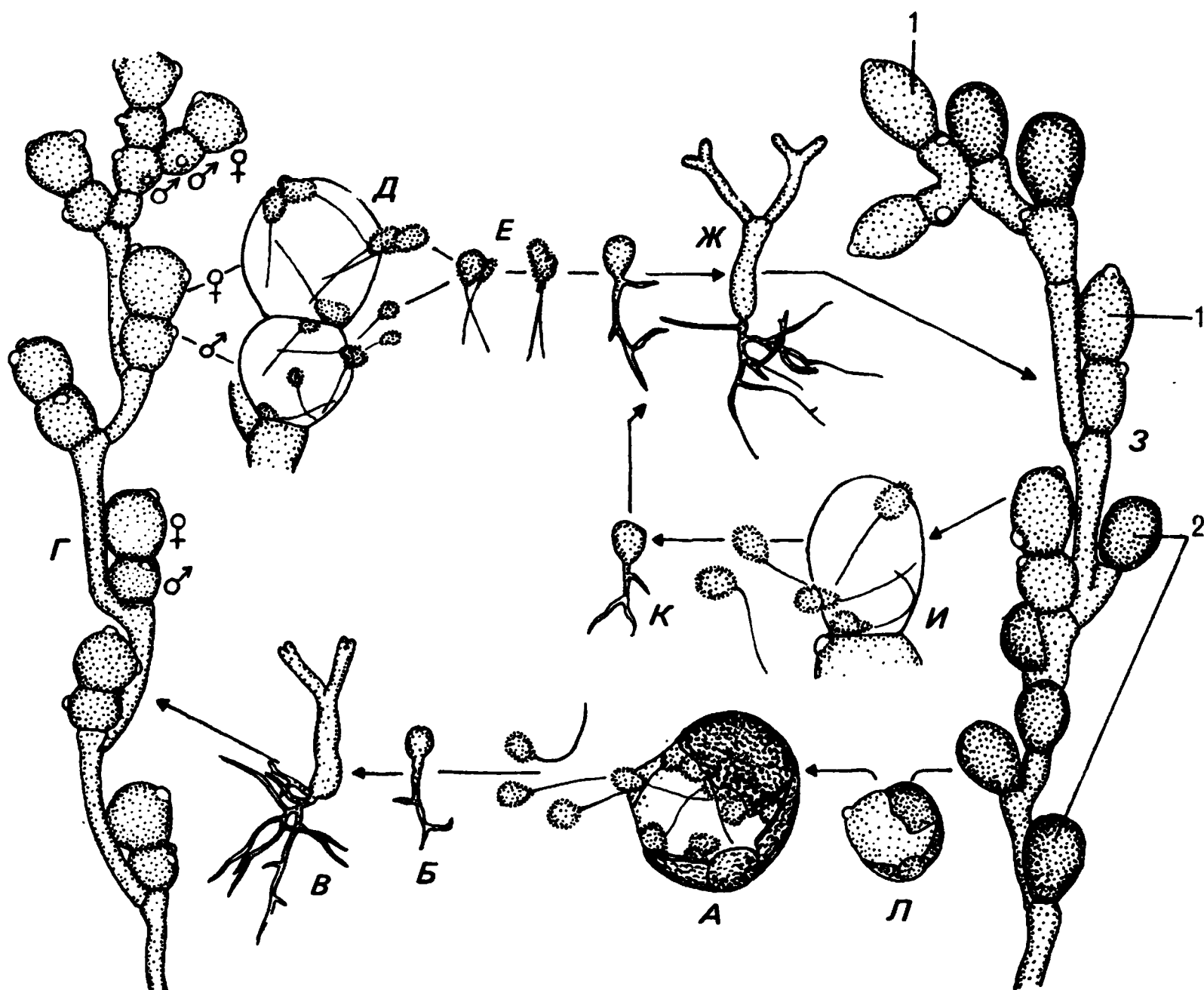


Рис. 86. *Allomyces arbuscula*; эвкарпный цикл развития по Emerson R. (Lloydia 4 [1941] 77—144). А. Проращивание покоящейся споры. Б, В. Молодые гаплоидные гаметофиты. Г. Часть зрелого гаметофита с мужскими и женскими гаметангиями. Д. Зрелые гаметангии с выходящими планогаметами. Е. Образование зиготы. Ж. Молодые спорофиты. 3. Зрелый спорофит с зооспорангиями (1) и покоящимися спорами (2). И. Зооспорангий, высвобождающий диплоидные зооспоры. К. Зооспоры, развивающиеся в новый спорофит. Л. Покоящаяся спора перед проращиванием (А — В, Д — Ж, И — Л: $\times 1000$; Г, 3: $\times 500$)

с проращивания первоначально диплоидной покоящейся споры (рис. 86, А). В ней происходит редукционное деление, несколько митозов и созревание зооспор. Эти «бродяжки» выходят через пору наружу, окружаются на подходящем субстрате клеточной стенкой и развиваются в «половой заросток» (гаметофит, рис. 86, Б, В). На его ветвях, обычно попарно друг над другом, образуются мужские и женские гаметангии (рис. 86, Г, Д). Нижний, часто несколько меньший, более округлый антеридий окрашен каротиноидом в оранжево-красный цвет, а сидящий на нем, как правило, слегка продолговатый оогоний бесцветен; образующиеся в нем планогаметы заметно крупнее мужских. И те и другие после высвобождения роятся вокруг гаметангиев и сливаются попарно в (диплоидные) зиготы, которые в свою очередь вырастают в спорофиты (рис. 86, Е, Ж). На спорофите образуются либо зооспорангии, либо покоящиеся споры (рис. 86, 3). Развивающиеся в зооспорангиях диплоидные зооспоры проращивают в но-

вые спорофиты (рис. 86, И), а толстостенные красно-бурые покоящиеся споры после периода покоя дают гаплоидные зооспоры (рис. 86, К).

Большинство прочих Blastocladales — также сапробионты. Паразитические виды относятся к роду *Physoderma*, возможно, образующему особый порядок; это, например, *Ph. alfalfae* (галлы кормовых бобовых), *Ph. maydis* (бурая пятнистость кукурузы). Зооспоры Blastocladales по своей ультраструктуре однообразны (рибосомы в ядерном колпачке, всего одна митохондрия, см. рис. 33, с. 62).

Harpochytriales. Этот небольшой порядок, вероятно, занимающий промежуточное положение между Chytridiales и Monoblepharidales, объединяет грибы с неразветвленными (одноосевыми) эвкарпными талломами (рис. 97, А, В, см. с. 204, которые прикрепляются к субстрату (водорослям, растениям и т. д.) присосками. Половой процесс неизвестен. Спорангии образуются поодиночке или цепочками в апикальной части таллома, отделяясь перегородкой от продолжающего позже рост основания. Зооспоры своей тонкой структурой сходны с таковыми у Chytridiales и Monoblepharidales. Наблюдается морфологическая близость и к Ectopneustales (Trichomycetes, см. с. 203), хотя у них отсутствуют подвижные стадии.

Monoblepharidales (рис. 88, Д). *Monoblepharis polymorpha* поселяется на находящихся в воде растительных остатках, чаще всего ветках. На разветвленных талломах наряду с более или менее цилиндрическими зооспорангиями развиваются женские гаметангии; из них или из их клеточенок вырастают антеридии. В них созревают подвижные мужские гаметы, которые примерно вдвое мельче зооспор. Плазма внутри оогония стягивается в одноядерную оосферу, его вершина ослизняется, и через возникающую таким путем оплодотворительную пору проникает подвижная мужская гамета, сливающаяся с оосферой. Ставшая «дикариотичной» клетка покидает оогоний через ту же пору, но остается прикрепленной к ее краю, окружается прочной стенкой и превращается в покоящуюся спору. Оба половых ядра, долгое время расположенных у ней бок о бок,

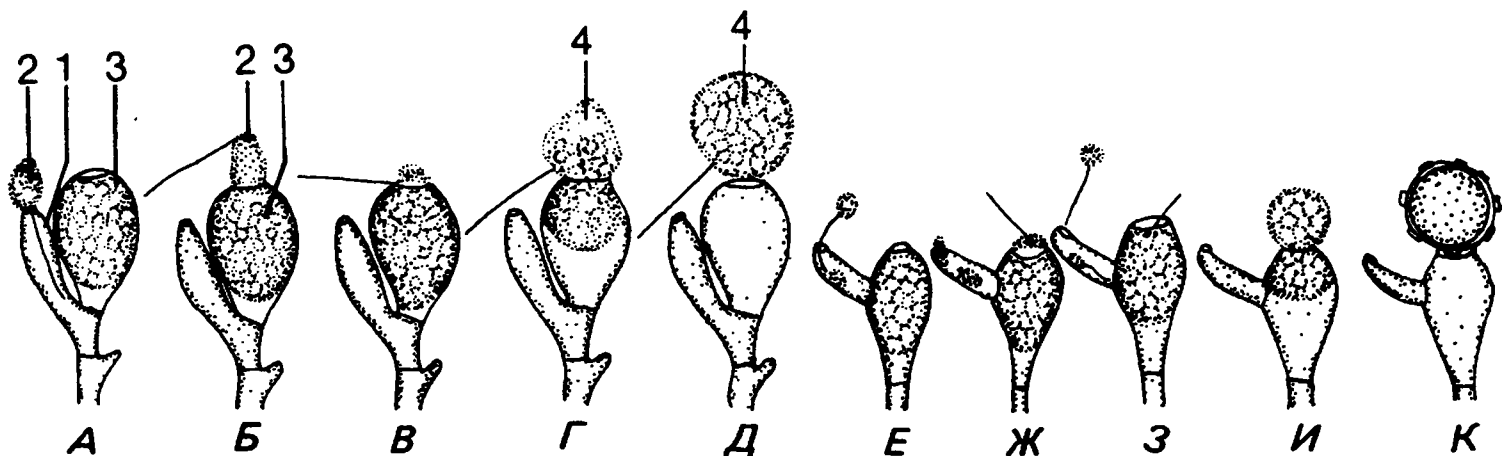


Рис. 87. А — Е. *Monoblepharella taylori*. А. Из антеридия (1) вылупляется мужская планогамета (2); рядом — оогоний (3). Б. Мужская планогамета попадает на пору оогония. В. Оплодотворение. Г, Д. Выход зиготы (4). Е — К. *Monoblepheris polymorpha*. Е — З. Оплодотворение оосферы. И, К. Выход без жгутиковой зиготы и образование покоящейся споры (А — Д: $\times 500$; Е — К: $\times 300$; по Sparrow F. K. Amer. J. Bot. 20 [1933] 63—77; Aquatic. Phycom. Univ. Michigan Press. 1187 p. 1960)

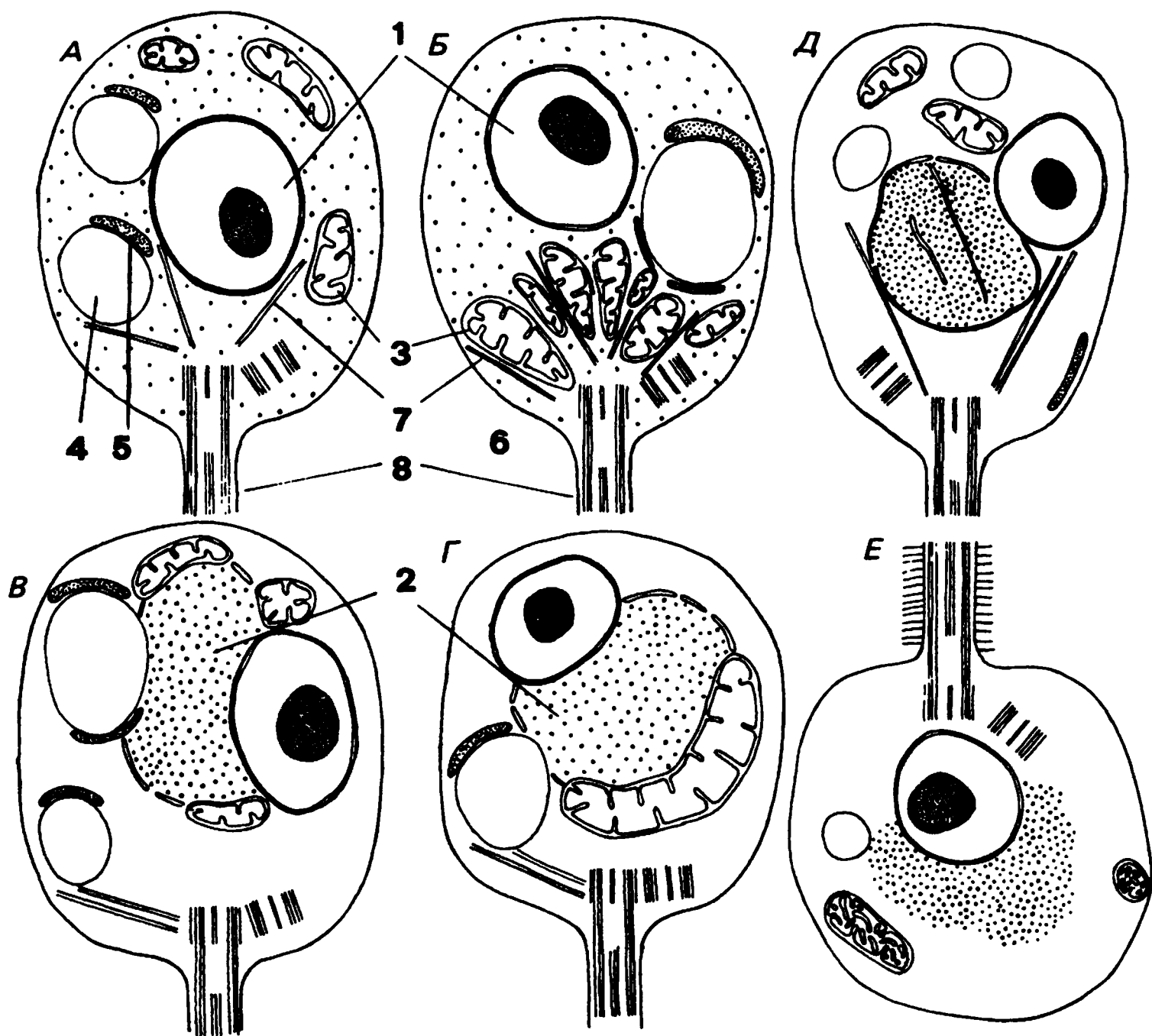


Рис. 88. Ультраструктура зооспор хитридиомицетов и гиfoxитриомицетов: *A* — тип 1 *A* (Chytridiales); *Б* — тип 1 *B* (Chytridiales); *В* — тип 2 *A* (Chytridiales); *Г* — тип 2 *B* (Chytridiales); *Д* — тип 3 (Monoblepharidales); *Е* — гиfoxитриомицеты (см. с. 180): 1 — клеточное ядро; 2 — ядерный колпачок; 3 — митохондрия; 4 — липидное тельце; 5 — цитосома (микротельце); 6 — кинетосома; 7 — микротрубочка; 8 — жгутик (ср. также рис. 33, Blastocladales) (по Lange L., Olson L. W., Dan. Bot. Arkiv 33. Bd. 2 [1979] 7—94)

сливаются только перед прорастанием (кариогамия); непосредственно за этим следует мейоз. Покоящаяся спора прорастает многоядерной проростковой гифой (а не зооспорами) (рис. 87, *E* — *K*).

У *Monoblepharella taylori* процесс оплодотворения в принципе такой же, однако оплодотворенная оосфера сохраняет жгутик мужской гаметы и может с его помощью перемещаться. Она отделяется от родительской особи и созревает в покоящуюся спору (рис. 87, *A* — *D*).

Порядок Monoblepharidales объединяет лишь около 20 видов.

Fungi

Примерно 98% всех относимых к грибам организмов, а именно Zygomycota, Ascomycota, Basidiomycota и формальный отдел «Fungi imperfecti» составляют единую филогенетическую группу высшего таксономического ранга — царство Fungi (настоящие грибы), равнозначное царствам Plantae (растения) и Animalia (животные) (рис. 1, см. с. 12). Вегетативно они распространяются с помощью гиф или же образуют колонии из одиночных клеток (дрожжевидный рост). Внутри мицелия клетки соединяются между собой порами, строение которых относится к характерным признакам таксонов высокого ранга. Клеточные стенки, как правило, содержат хитин, маннан и глюканы; другие вещества, в частности целлюлоза, встречаются лишь изредка. Биосинтез лизина идет через адипиновую кислоту (см. с. 95), а триптофана — по типу I и его вариантам (см. с. 96). Цитологически настоящие грибы (за немногими исключениями) отличаются мелкими клеточными ядрами с крошечными хромосомами (см. с. 41); окрашивание ядер по Фельгену обычно не удается. Аппарат Гольджи, как правило, образован простыми цистернами. Споры жгутиков не несут.

В пределах царства у классов Ascomycetes, Basidiomycetes и Ustomycetes сформировался уникальный трехфазный половой цикл. Слияние двух различных в половом отношении клеток на первых порах не сопровождается кариогамией; их ядра размножаются в дикариотичных гифах путем неоднократных синхронных митозов. Их слияние происходит лишь незадолго до образования мейоспорангиев (сумок или базидий) или в них самих; возникающая при этом диплофаза обычно очень короткая и быстро сменяется мейозом.

Важнейшие особенности разных классов настоящих грибов сопоставлены в табл. 24, куда включен и отдел Chytridiomycota, хотя и рассматриваемый среди Protoctista, но по многим признакам сходный с Fungi.

Zygomycota

Отдел Zygomycota объединяет два класса — Zygomycetes и Trichomycetes. Его название указывает на особую форму копуляции гаметангиев — зигогамию, в результате которой образуется зигоспорангий с зигоспорой (телеоморфа; чаще всего обе последние структуры в совокупно-

Таблица 24. Классы грибов

Класс	(Г + Ц)% ¹	Биосинтез триптофана ²	Клеточная стенка ³		Ядерная фаза	В септах	Спороношение			Плодовое тело
			Хитин %	Маннан %			Анаморфа	Дикарион	Телеморфа Мероспорангий	
Chytridiomycetes	> 50 44—66	Ia	> 5	< 5	Гаплоидная или гаплодиплоидная	Микропоры	Зооспорангий с зооспорами	—	Покоящаяся спора, первичный спорангий	—
Zygomycetes	< 50 28—54	Ib	> 5	< 5	Гаплоидная	Микропоры, простые поры или долипоры	Спорангий со спорангиоспорами	—	Зигоспора, первичный спорангий	—
Endomycetes	> 50 26—54	II	< 5	> 5	Гаплоидная, диплоидная или гаплодиплоидная	—»—	Почкующиеся клетки, конидии	—	Сумка с эндогенными аскоспорами	—
Ascomycetes	> 50 46—60	Ia	> 5	< 5	Гаплоидная или гаплоидно-но-дикариотичная ⁴	Простые поры	Конидии	+	—»—	+
Ustomycetes	> 50 48—70	Ib	> 5	< 5	Гаплоидно-дидикариотичная	—»—	Почкующиеся клетки	+	Промиецелий с экзогенными споридиями	—
Basidiomycetes	> 50 44—65	Ia, Ib, Ic	> 5	< 5	—»—	Долипоры и простые поры	Конидии, почкующиеся клетки	+	Базидия с экзогенными базидиоспорами	+

¹ Ср. с. 79/80

² Ср. с. 96

³ Ср. с. 84, рис. 51

⁴ Только у Taphrinales

⁵ Ср. с. 30 и далее

Таблица 25. Порядки Zygomycota

Гифы					
Порядок	Телеоморфа	Септированность	Состав стенки	Анаморфа	Образ жизни
Mucorales	Известна	Изредка, иногда с микропорами	Хитин, хитозан	Многоспоровые спорангии, спорангиолы, мероспорангии	Сапротрофы; паразиты растений, животных, грибов
Zoopagales	—»—	—»—	—»—	Цепочки конидиевидных продолговатых спор (спорангиев?)	Паразиты низших животных (амеб, радиолярий и т. д.)
Endogonales	—»—	—»—	—»—	Спорангии, хламидоспоры	Микоризные партнеры растений, сапротрофы
Entomophthorales	—»—	Нерегулярная, часто распадаение на сегменты; микропоры	Хитин, глюкзамин, глюкан	Односпоровые спорангиолы («конидии»), часто активно отбрасываемые	Паразиты животных (прежде всего, членистоногих), сапротрофы
Dimargaritales	—»—	Регулярная; долиповорые септы с крестовидной пробкой	Хитин, глюкзамин	Двуспоровые спорангиолы	Паразиты грибов (с гаусториями)
Kickxellales	—»—	Регулярная; долиповорые септы без крестовидной пробки	—»—	Односпоровые спорангиолы на псевдофалидах, часто связанных со спорокладиями	Сапротрофы или паразиты грибов (без гаусториев)
Harpellales	—»—	—»—	—»—	Односпоровые спорангиолы на клетках таллома, часто с придатками (трихоспоры).	Эндосимбионты членистоногих
Asellariales	Неизвестна	—»—	—»—	Односпоровые спорангиолы в цепочках («артроспоры»), прорастают гомологами трихоспор	—»—
Ecciniales	—»—	Только септы, отделяющие спорангии; сначала есть простая центральная пора, затем она закрывается	Целлюлоза?	Многоспоровые спорангии или хламидоспоры	Эндо- или эктосимбионты членистоногих
Amoebidiales	—»—	Только септы, отделяющие спорангии; поры неизвестны	Галактозамин, галактан	Многоспоровые спорангии, иногда с амебидными спорами	Эндо- или эктосимбионты членистоногих

сти обозначают «зигоспорой») (рис. 90). Половое размножение известно не у всех *Zygomycota*, поэтому для распознавания их таксонов лучше подходят характерные, богатые признаками бесполое спороношения. Как и у грибоподобных протистов, но в противоположность *Ascomycota* и *Basidiomycota* (у которых классификация основана на телеоморфах; ср. *Fungi imperfecti*, с. 296) у *Zygomycota* половые стадии не относятся к номенклатурно определяющим элементам описания. В этом отделе нет каких-либо особо выделяемых «несовершенных» таксонов; виды с зигоспорами и без них могут объединяться в один и тот же род. Для подразделения на таксоны более высокого ранга наряду с морфологией используют состав клеточной стенки (табл. 11, 12, см. с. 85—86), степень септированности гиф и тонкое строение пор в перегородках (рис. 7—9, см. с. 33 и далее; табл. 2, см. с. 32 и далее).

Граница между классами *Zygomycetes* и *Trichomycetes* еще не вполне ясна. Исходно к трихомицетам относили четыре порядка, из которых *Harpellales* (см. с. 202) и *Asellariales* (см. с. 202) так близки к *Kickxellales* (см. с. 202) из зигомицетов, что лучше их помещать в этот же класс. *Escriniales* и *Amoebidiales*, напротив, далеки и от зигомицетов и друг от друга. Пока они сохраняются как класс трихомицетов, поскольку лучшего решения не найдено; половые стадии у них неизвестны (табл. 25).

Zygomycetes

Признаки половых и бесполой стадий, упомянутые для отдела в целом, полностью соответствуют только классу зигомицетов. Его восемь порядков различаются циклами развития, обликом анаморф и экологией. Согласно Р. Бенджамину (личное сообщение), по химическому составу клеточных стенок (наличию или отсутствию хитозана, ср. с. 85), степени септированности гиф и строению пор в септках их можно подразделить на пять групп: (1) *Mucorales*, *Zoopagales*, *Endogonales*; (2) *Entomophthorales*; (3) *Dimargaritales*; (4) *Kickxellales*; (5) *Harpellales*, *Asellariales*. Насколько известно, зигомицеты образуют полиолы, но не маннит, или же последний не является у них главным компонентом (ср. с. 93).

Mucorales. *Mucor mucedo* как на природных субстратах (например, лошадином помете), так и на лабораторных питательных средах сперва образует мицелий из разветвленных несептированных гиф. Вскоре над такими быстрорастущими талломами поднимаются короткие боковые ветви отдельных гиф, которые расширяются на концах в округлые головки, развивающиеся в спорангии (ср. рис. 25, с. 53; рис. 31, с. 61; рис. 89 и 90, E). При созревании вся стенка спорангия разрушается, а высвобождающиеся споры сразу способны к прорастанию. Половое размножение требует у *M. mucedo* встречи плюс- и минус-мицелиев (гетероталлизм, самостерильность; ср. с. 117).

По границе двух мицелиев образуются их особые боковые ветви — зигофоры, растущие по направлению друг к другу (рис. 90, A), пока не со-

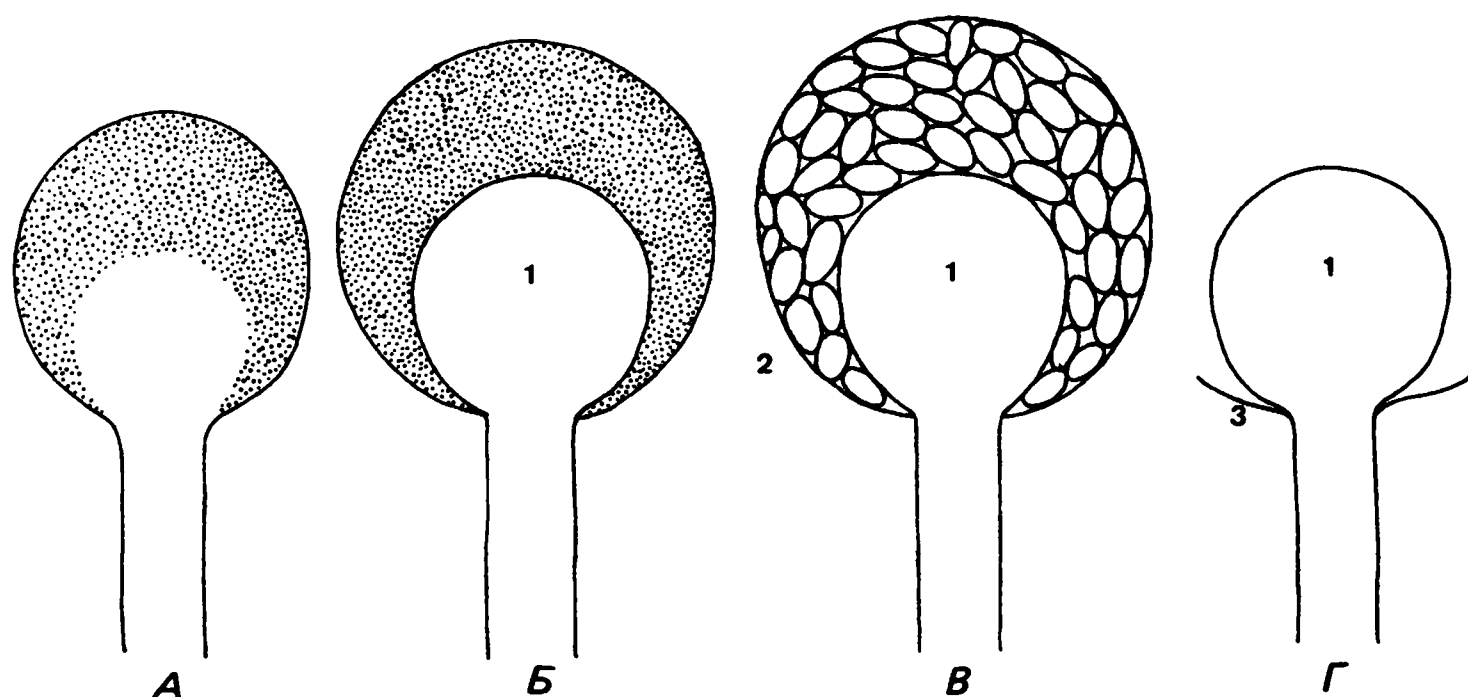


Рис. 89. Схема развития спорангия у *Mucor*. А. Шаровидно вздутая гифа (будущий спорангиеносец); ранняя стадия дифференцировки спорангия, отличающаяся уплотненной периферической протоплазмой с многочисленными клеточными ядрами и оптически менее плотной безъядерной протоплазмой в области будущей колонки. Б, В. Спорангий: Б — с только что выделившейся колонкой (1); В — после возникновения спорангиоспор (2). Г. Колонка с верхней частью несущей гифы и остатками стенки спорангия (3) после выхода спор (примерно $\times 500$)

прикоснутся своими концами. В месте контакта они уплощаются и прижимаются друг к другу (рис. 90, Б). Затем в каждом зиготре с помощью поперечной стенки от «подвеска» обособляется многоядерный гаметангий (рис. 90, В). Стенка между обоими гаметангиями разрушается, их плазмы сливаются, плюс- и минус-ядра перемешиваются, образовавшаяся в результате единая клетка окружается многослойной стенкой (рис. 90, Г) и созревает в покоящуюся спору, называемую зигоспорангием (рис. 90, Д). Только после длительного, иногда занимающего несколько месяцев, периода созревания и покоя она прорастает. В это время часть ядер располагается попарно, другие дегенерируют. Лишь немногие их пары (иногда — единственная), наконец, сливаются (кариогамия). Если внутри готовой к прорастанию зигоспоре происходит несколько ядерных слияний, обычно все ядра зиготы, кроме одного, погибают. Выжившее диплоидное ядро после мейоза дает четыре гаплоидных, из которых три дегенерируют, а четвертое многократно делится митотически. Все дочерние ядра переходят в проростковую гифу и затем в образующийся из нее (первичный, проростковый, или зигот-, рис. 90, Е) спорангий. Все развивающиеся в нем споры, которые в остальном ведут себя как бесполое спорангиоспоры, принадлежат к одной и той же группе совместимости (+ или —), так как их ядра происходят от единственного гаплоидного ядра и генетически идентичны.

Триспоровая кислота, необходимая для формирования зиготрофов, биосинтезируется в несколько этапов, которые у гетероталлических видов протекают поочередно в плюс- и минус-мицелиях, «сотрудничающих друг с другом» (см. рис. 65, с. 118 и с. 104).

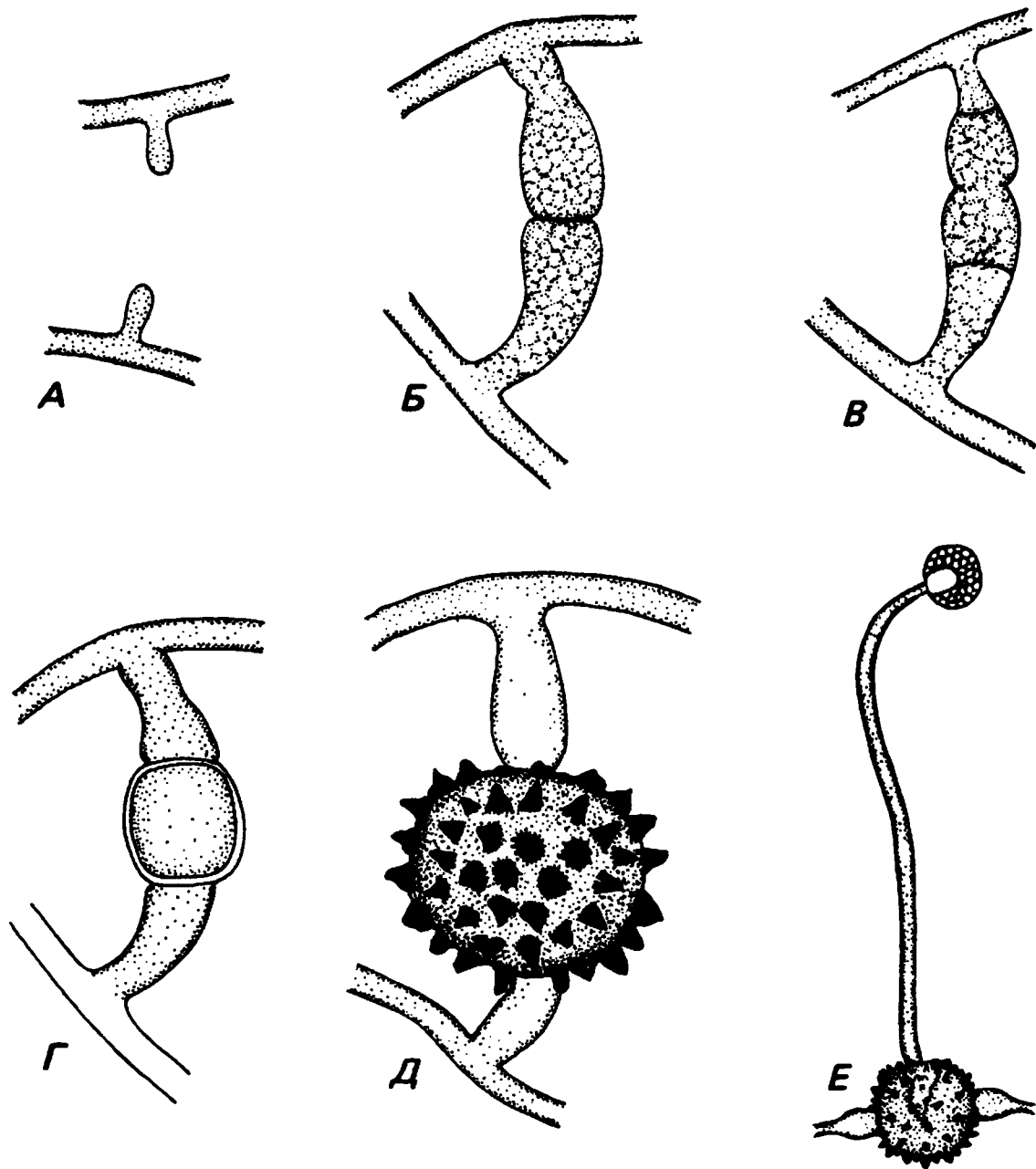


Рис. 90. *Mucor mucedo*: развитие зигоспорангия («зигоспоры»). *А, Б.* Появление зигофоров, которые (*Б*) соприкасаются и уплощаются на вершинах. *В.* Слияние гаметангиев, которые теперь отделены септами от суспензоров. *Г.* Возникший из клетки слияния молодой зигоспорангий с утолщающимися клеточными стенками. *Д.* Зрелый зигоспорангий. *Е.* Зигоспора (видна под разорвавшейся стенкой зигоспорангия), прорастающая (первичным) спорангием (*А—Д:* $\times 200$, *Е:* $\times 70$; по Brefeld O., Bot. Untersuchungen Schimmelpilze 1 [1872] 1—64)

Химическая регуляция известна и для следующей фазы половой реакции; предположительно сами зигофору продуцируют «зиготропные приманки». Они неустойчивы на воздухе и образуют вокруг зигофоров градиенты концентрации, в которых ориентируются возникающие позже гаметангии, чтобы встретиться своими вершинами.

Бесполое спороношение (анаморфы) у Mucorales весьма разнообразны (на рис. 91 приведено несколько примеров). Хорошее постоянство их признаков — важнейшая основа подразделения порядка на семейства, роды и виды. В каждом случае спорангиоспоры образуются путем распада плазмы по схеме, представленной на рис. 31 для *Gilbertella*.

Округлые спорангии типичны для *Mucor*; у других Mucorales они могут быть бутылке- или грушевидными (например, у *Saksenaea*, *Absidia*); колонка иногда бывает очень мелкой или полностью отсутствует (*Mortierella*, рис. 91, *Б*); у *Mucor* (как и у *Rhizopus*, рис. 91, *А*) спорангиеносец, непосредственно переходящий в спорангий, расширяется под ним в апофизу.

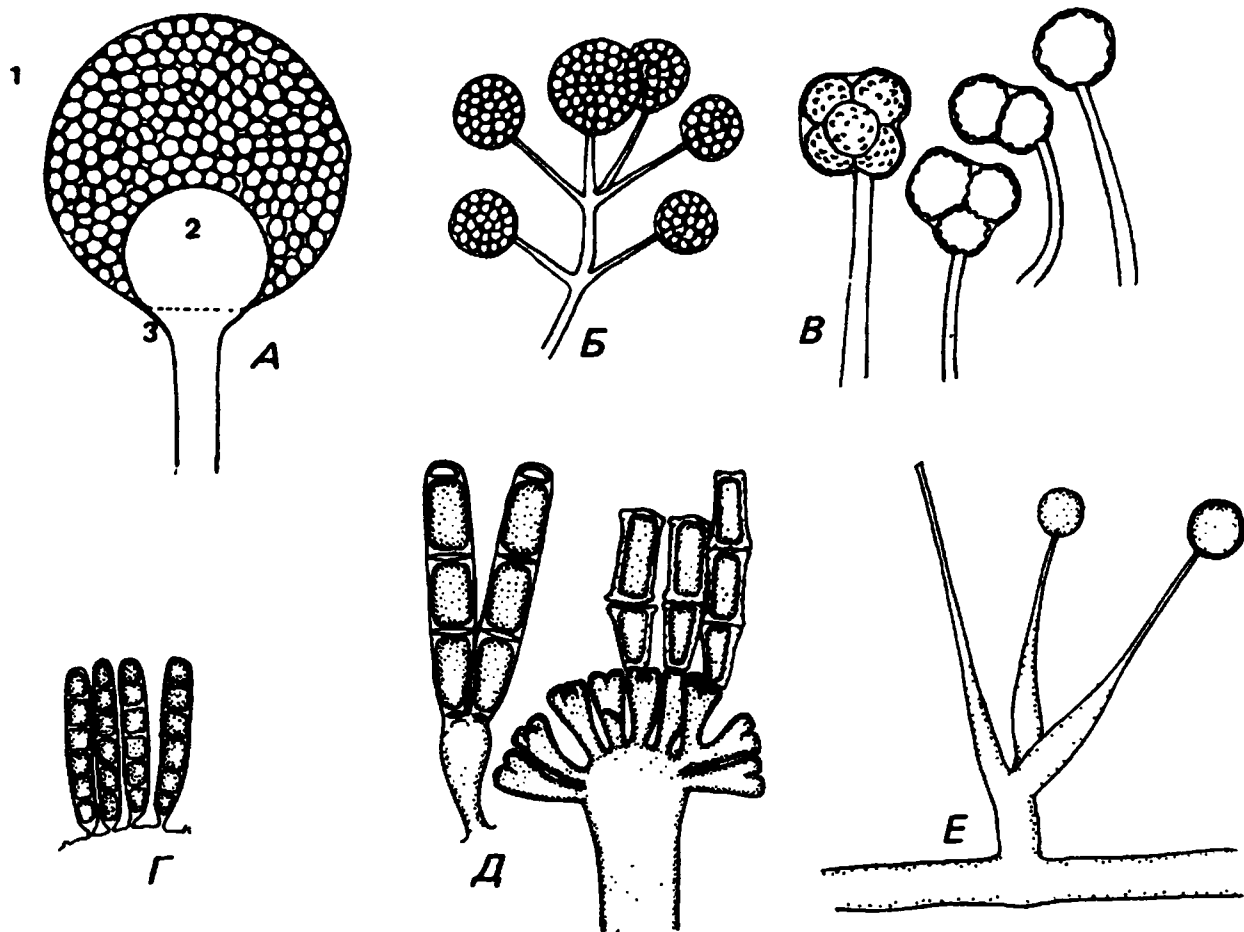


Рис. 91. Формы спорангиев у зигомицетов. А. *Rhizopus* (Mucorales): спорангий с многочисленными спорангиоспорами (1), колонкой (2) и апофизой (3) Б. *Mortierella biformis* (Mucorales): пучок спорангиев без колонки. В. *M. angustata*: спорангио-лы с одной — несколькими спорами. Г. *Syncephalastrum racemosum* (Mucorales): часть головчато расширенного спорангиеносца с многоспоровыми мероспорангия-ми. Д. *Syncephalis ruginosperma* (Zoopagales): слева — со зрелым мероспорангием перед отламыванием спор; справа — с отламывающимися спорами. Е. *Haplospo-rangium fasciculatum* (Mucorales) с односпоровыми спорангиолами (А: $\times 500$; Б: $\times 200$; В: $\times 1000$; Г: $\times 300$; Д: $\times 700$; Е: $\times 1000$; Б: по Verona O., Benedek T., Icono-graphia Mycologica 8, Nr B 64 [1962]; В: по Gams W., Ber. Naturw.—Med. Ver. Inns-bruck 53 [1963] 71—76; Г—Д: по Benjamin R. K., Aliso 4 [1959] 321—433; Е: по Nicot J., Bull. Soc. Mycol. France 73 [1957] 81—93)

Облик спорангиоспор также варьирует (например, у *Gilbertella* они с нитевидными придатками; рис. 31). Мелкие, лишенные колонки спо-рангии лишь с немногими спорангиоспорами называют спорангиола-

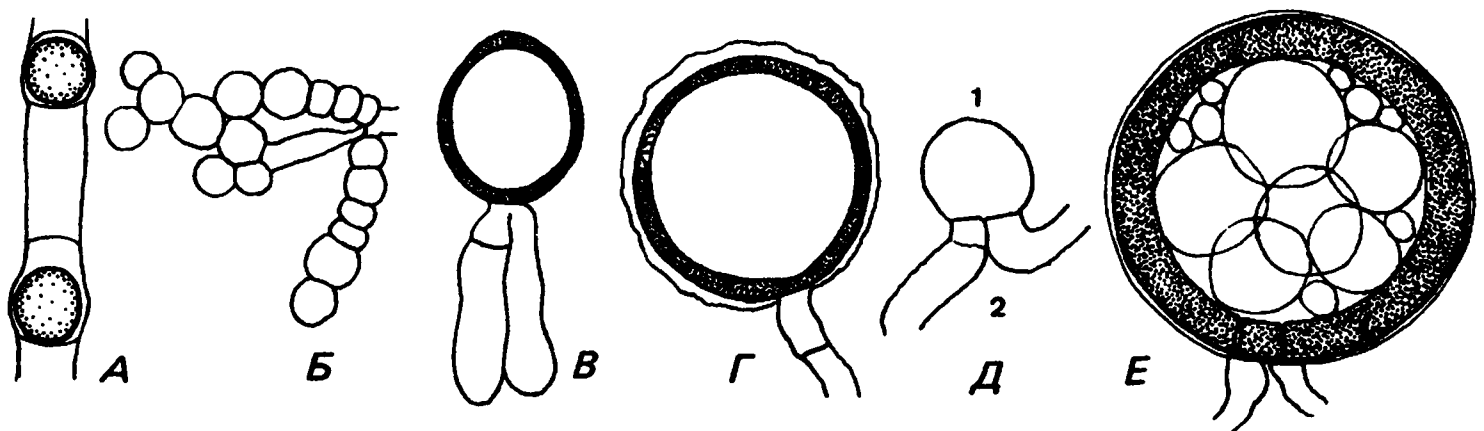


Рис. 92. Различные типы спор у зигомицетов. А. Хламидоспоры в гифе *Mucor ra-cemosus* (Mucorales). Б. Геммы *M. bainieri*. В. Зигоспора *Endogone pisiformis* (Endo-gonales). Г. Хламидоспора *Glomus macrocarpus* (Endogonales). Д, Е. Развитие зигоспоры *Coetmansia aciculiformis* (Kickxellales): Д — молодой зигоспорангий (1) с зиго-форами (2). Е — молодая зигоспора внутри тонкостенного зигоспорангия (А: $\times 400$; Б: $\times 200$; В: $\times 300$; Г: $\times 100$; Д, Е: $\times 650$; по Benjamin R. K. in Kendrick 1979)

ми (*Mortierella*, рис. 91, В), а цилиндрические, с расположенными в один ряд спорангиоспорами — мероспорангиями (например, у *Syncephalastrum*, рис. 91, Г). В спорангиолах и мероспорангиях число спор может редуцироваться до одной; если они опадают вместе со стенкой спорангия, создается впечатление экзогенных конидий (рис. 91, Е); иногда их так и называют¹.

Наряду с эндогенными спорангиоспорами и зигоспорами некоторые виды в своих гифах (рис. 92, А), спорангиеносцах или спорангиях образуют весьма разнообразные по форме, размеру и окраске хламидоспоры. Так же мало, как и они, видоспецифичны экзогенные цепочки гемм (рис. 92, Б), возникающие иногда при определенных внешних условиях, а также почкующиеся клетки (см. с. 34).

Особенность вегетативного таллома — дифференцировка на субстратные (обеспечивающие питание) и воздушные, несущие репродуктивные органы гифы. Последние иногда заякориваются в субстрате специальными органами — ризоидами, а своими длинными выростами (столонами) между ризоидов обеспечивают быстрое горизонтальное распространение мицелия (например, у *Rhizopus*, рис. 25, см. с. 53).

Большинство Mucorales — сапротрофы, некоторые — факультативные возбудители микозов теплокровных (например, *Absidia corymbifera*, *Rhizomucor pusillus*, *Rhizopus oryzae*). Среди более продвинутых форм встречаются также паразиты растений (например, *Choanephora* на цветковых). Своеобразно устроенный механизм расселения характерен для растущих на помете видов *Pilobolus*. Под влиянием солнечных лучей расположенный под спорангием пузырь внезапно разрывается, с силой отбрасывая его в сторону источника света. Однако наиболее впечатляет длина (до 20 см) также фототропных (растущих в сторону света) спорангиеносцев некоторых видов *Phycomyces*.

Хотя половое размножение протекает у Mucorales весьма единообразно, и здесь можно отметить эволюционные тенденции, касающиеся не самих половых органов, а образования у них придатков. Из клеток суспензоров («подвесков») иногда развиваются покровные гифы, уплотняющиеся (например, у *Mortierella*) в окружающее зигоспоры сплетение.

¹ Переход от спорангиев к конидиям у Mucorales отражает общую для грибов эволюционную тенденцию. В спорангии все споры одновременно проходят все фазы развития и соответственно одновременно созревают. Конидии же развиваются последовательно одна за другой. В наземной среде, которая чаще всего гораздо менее стабильна, чем водная, намного выше вероятность того, что может наступить резкое ухудшение условий существования (резкое изменение температуры, влажности и т. д.); тогда весь спорангий недоразовьется и ни одна его спора не сможет выполнить свою репродуктивную функцию. В такой же ситуации хотя бы часть последовательно образующихся конидий эту функцию выполнит. Поэтому вполне объяснимо преобразование бесполок спораношений Mucorales, эволюционировавших, как и оомицеты, от водных организмов к наземным. Характерно, что среди наземных представителей порядка наиболее крупные спорангии встречаются у видов *Phycomyces* — типичных копрофилов: известно, что помет животных — очень стабильная среда обитания. — Прим. пер.

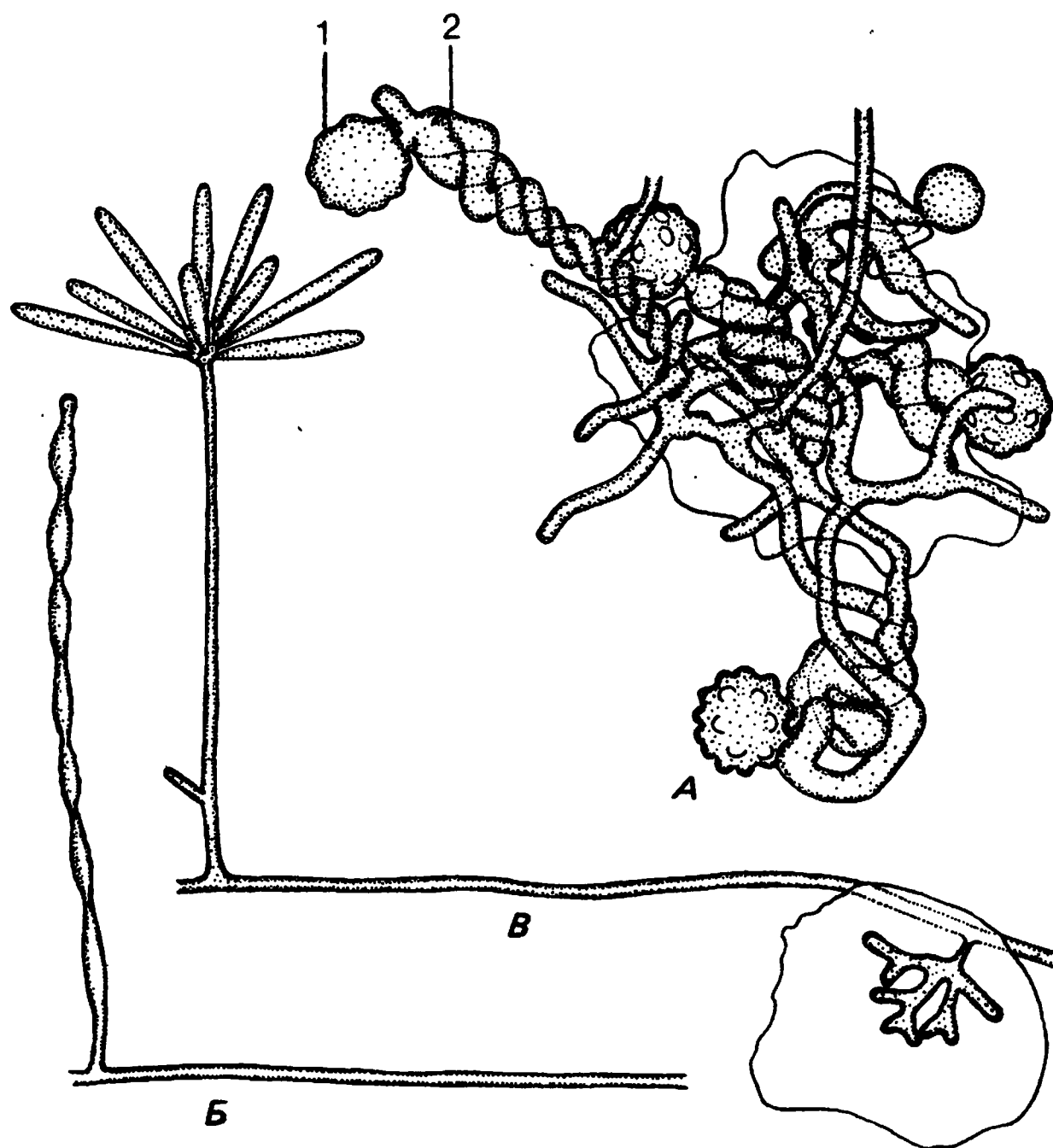


Рис. 93. А, Б. *Cochlonema symplocum* в особи *Амоeba verrucosa*: А — образование зигоспор (1) на перевитых между собой зигофорах (2); Б — короткая цепочка конидий. В. *Stylopaga cephalote*: конидиеносец, вырастающий из амебы ($\times 600$; по Drechsler C., Mycologia 33 [1941] 248—269)

Zoopagales — паразиты животных или грибов (чаще всего Mucorales). В первом случае они (например, *Cochlonema*, *Stylopaga*, рис. 93), как и оомицет *Zoopagus* (рис. 22, см. с. 51), снабжены простым ловчим аппаратом — ветвями гиф с каплями слизи на конце; животные (чаще всего простейшие) прободаются или оплетаются гифами и перевариваются ими. Зигоспоры в принципе такие же, как у Mucorales, но зигофоры часто заметно длиннее, и иногда винтообразно переплетаются друг с другом (рис. 93, А, 1, 2). Бесполое споры паразитирующих на животных Zoopagaceae образуются поодиночке или в цепочках; они сходны с конидиями аско- и базидиомицетов; по своему возникновению это скорее не спорангио-, а хламидоспоры (ср. с. 55). Паразитирующие на грибах Piptocephalidaceae (например, *Syncephalis*, рис. 91, Д) также образуют распадающиеся споровые цепочки, однако в них легко распознать мероспорангии (ср. с. 197). Распад их плазмы у *Piptocephalis indica* протекает несколько иначе, чем у *Gilbertella* (Mucorales; рис. 31, см. с. 61). Инвагинация эндоплазматической сети начинается от плазмалеммы спорангия одновре-

менно в разных местах; затем разделение протекает как обычно; возникает несколько спор примерно одинаковой величины.

Endogonales в противоположность прочим зигомицетам образуют споры в клубневидных плодовых телах, реже — поодиночке на септированном мицелии. Лишь у немногих представителей порядка развиваются спорангии (без колонки) со спорангиоспорами; у большинства же только одна споровая форма: зигоспоры (*Endogone*, рис. 92, В), возникающие без полового процесса азигоспоры (*Gigaspora*) или толстостенные терминальные хламидоспоры, как у *Glomus* (рис. 93, Г), *Sclerocystis* и *Glaziella*.

Многие Endogonales образуют с корнями растений эндотрофную (везикулярно-арбускулярную) микоризу, роль которой считают все более и более важной; реже это свободноживущие в почве или на подземных частях растений формы.

Entomophthorales. *Entomophthora fumosa* — паразит червеца *Pseudococcus citri*, — инфицируя насекомых-хозяев, прорастает их своим мицелием из толстых гиф и при этом убивает. Вегетативные гифы расчленяются на четырехядерные тельца. Со смертью хозяина рост мицелия останавливается и начинается образование бесполой экзоспор (конидий) или зигоспор, причем внутри одного трупа всегда возникает единственная форма спороношения.

При бесполом развитии сначала прорастают гифальные тельца вблизи

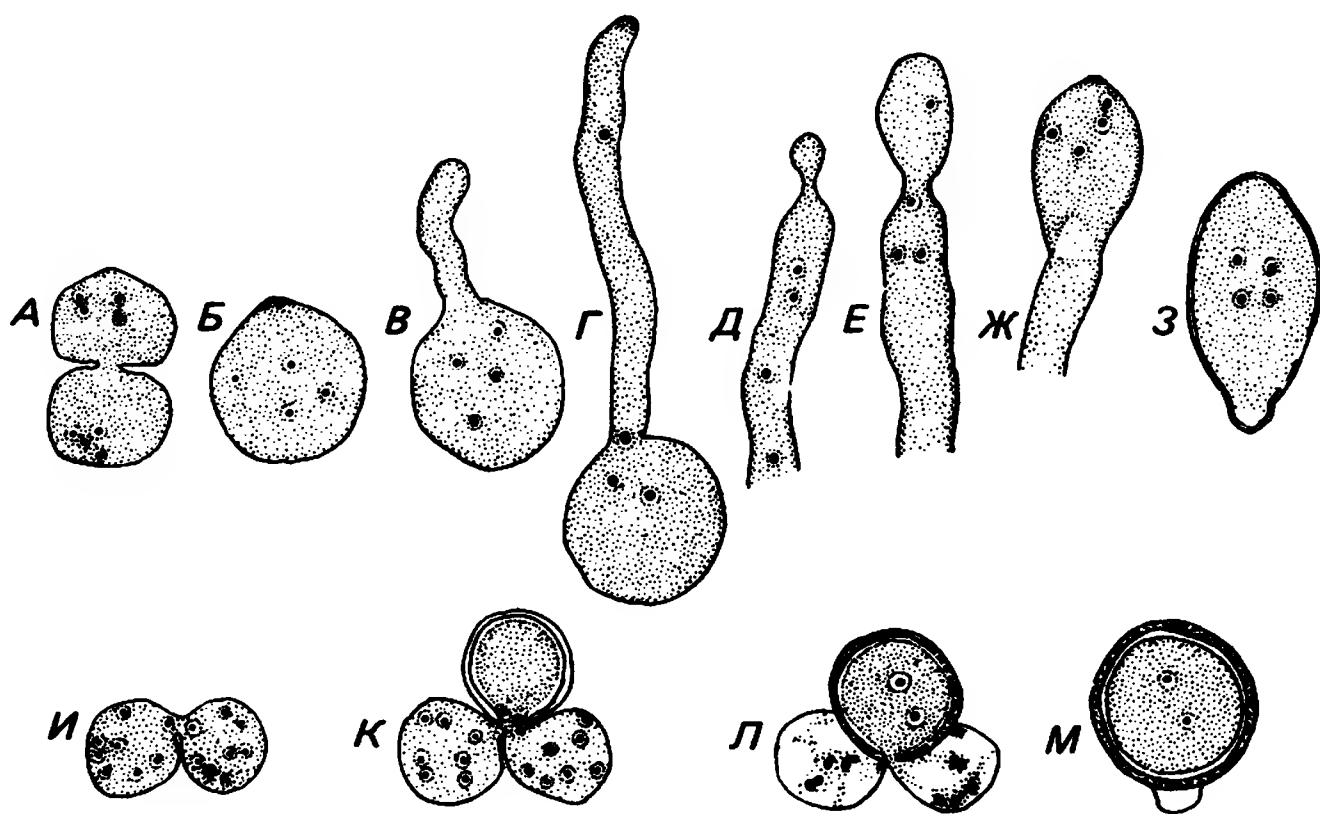


Рис. 94. *Entomophthora fumosa*. А. Вегетативная гифа, делящаяся на четырехядерные гифальные тельца. Б, В. Начало прорастания гифального тельца. Г. Миграция ядер в проростковую гифу. Д — Ж. Образование конидии. З. Отброшенная конидия. И. Два восьмиядерных гифальных тельца (гаметангии утратили стенки в месте своего соприкосновения; по одному их ядру переходит в мостик. К. Из соединительного мостика развивается будущая зигоспора; в нее переходят оба оказавшихся в мостике ядра. Л. Двухядерная зигоспора окружается прочной стенкой. М. Зрелая зигоспора; гаметангии спадаются, и оставшиеся в них ядра дегенерируют ($\times 100$; по Rees O. K., Amer. J. Bot. 19 [1932] 206—217)

поверхности хозяина, за ними следуют гифы, залегающие глубже. Проростковая гифа выходит наружу, ядра и плазма гифального тельца перемещаются в ее конец и скапливаются там (рис. 94, А — Ж). Здесь образуется вырост с перетяжкой у основания, который постепенно разрастается; большая часть плазмы с клеточными ядрами перетекает в этот односпоровый спорангий (часто рассматриваемый как конидия). Тот отделяется от спорангиеносца и активно отбрасывается в воздух (рис. 94, Ж, З).

Половое развитие начинается одновременным митотическим делением ядер в двух соседних гифальных тельцах. Стенки в месте соприкосновения этих клеток (гаметангиев) исчезают, и из каждой из них по одному ядру переходит в контактную зону. Там возникает вздутие — будущая зигоспора (рис. 94, И, К). Продолжая расти, она захватывает оба ядра противоположных полов и значительную часть плазмы и откладывает толстые клеточные стенки (рис. 94, А). Ядра, остающиеся в гаметангиях, дегенерируют, и те, почти опустев, спадаются (рис. 94, М). Зигоспоры прорастают гифой после кариогамии и следующего за ней мейоза.

Entomophthorales — сапробионты или (чаще) паразиты животных, главным образом членистоногих (например, *Entomophthora*), или растений (например, *Ancylistes*). Некоторые сапротрофные *Entomophthorales* — факультативные паразиты животных, в частности виды *Basidiobolus* и *Conidiobolus*, заселяющие насекомых, земноводных и млекопитающих, в том числе патогенные для человека (табл. 19, строки 24, 25). Сапробионтов можно культивировать на обычных лабораторных средах; некоторые паразиты животных нуждаются в специальных белковых субстратах.

Dimargaritales, паразитирующие на грибах (например, *Dispira cornuta*, рис. 95, Г, Д), отличаются от сходных с ними по облику анаморф *Kickxellales* рядом признаков. Хотя их зигоспоры также развиваются в тонкостенных зигоспорангиях, как показано на рис. 92, Д, Е, однако в регулярно встречающихся септах есть своеобразные центральные поры, закрытые крестообразными пробками, растворимыми в щелочах (рис. 8, А, см. с. 33). Кроме того, их спорангиолы (мероспорангии) всегда двуспоровые, внедряющиеся характерными гаусториями (см. с. 55) в гифы хозяина. Спорангиолы развиваются на расширенных концах гиф, на простых или разветвленных фертильных несущих выростах и часто образуют плотные клубки.

Kickxellales — чаще всего сапробионты, образующие свои односпоровые спорангиолы (мероспорангии) на округлых или удлинённых, септированных или несептированных фертильных ветвях гиф (спорокладиях), часто весьма своеобразного облика (например, у *Sporodactylon aureum*, *Martensiomycetes pterosporus*, рис. 95, А — В, Е). Спорангиолы, иногда рассматриваемые как конидии, отходят от бутылевидных выростов спорокладиев (псевдофиалид). Поры в септах сходны с таковыми у *Dimargaritales*, однако пробки в них не крестообразные и не растворимы в щелочах (рис. 8, Б). Немногие здесь паразиты грибов не образуют в гифах хозяина гаусториев.

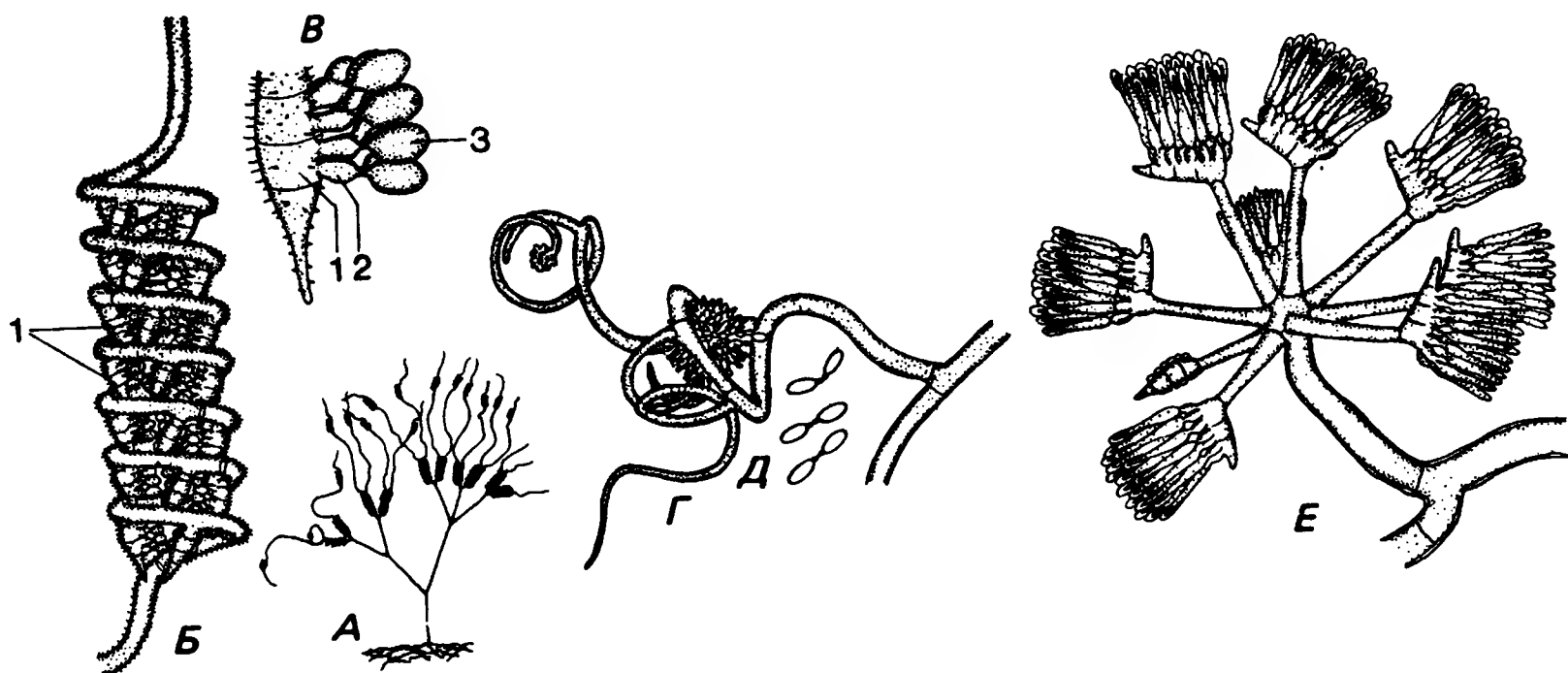


Рис. 95. *A—B. Spirodactylon aureum* (Kickxellales): *A* — внешний вид; *Б* — спиральная фертильная часть со спорокладиями (1); *В* — спорокладий (1) с псевдофиалидами (2) и односпоровыми спорангиолами (3). *Г, Д. Dispira cornuta* (Dimargaritales): *Г* — часть репродуктивной гифы с клубком спорангиол; *Д* — двойные, позже разделяющиеся спорангиолы. *Е. Martensiomyces pterosporus* (Kickxellales): часть репродуктивной гифы с регулярно расположенными спорокладиями, несущими плотно упакованные, параллельные друг другу спорангиолы (*A*: $\times 8$; *Б*: $\times 80$; *В*: $\times 250$; *Г*: $\times 800$; *Е*: $\times 300$; по Benjamin R. K., Aliso 4 [1959] 321—433)

Harpellales. У *Harpella melusinae* (в кишечнике мошек, например *Simulium equinum*) из вегетативных гиф (рис. 96, *A*) вырастают длинные, спирально закрученные односпоровые спорангиолы («трихоспоры»). У места своего прикрепления они несут по четыре нитевидных, тонкоисчерченных придатка (рис. 96, *A, Б*), которые упираются в несущую гифу, спирально обвивая ее стенку. Половое размножение начинается образованием многочисленных анастомозов (см. с. 124) между талломами разных полов, так что возникает сетевидная система из гиф. Иногда анастомоз (рис. 96, *В*) дает короткий вырост, который превращается в клетку-суспензор и сверху расширяется в зигоспору, отделяемую поперечной стенкой (рис. 96, *В—Е*). Сходным образом ведет себя гомоталлический вид *Stipella vigilans* (рис. 96, *Ж*). Кариологически Harpellales еще не исследовались.

Близкое родство Harpellales, ранее относимых к трихомицетам, с Kickxellales позволяют предполагать очень сходные поры в септах, близкий состав клеточных стенок (нет хитозана, есть хитин, глюкозамин, разные сахара), а также серологические реакции. Как и прочие представители «трихомицетов», все Harpellales — эндосимбионты или сапробионты в кишечнике членистоногих, главным образом насекомых.

Asellariales. Представители этого порядка растут, как и Harpellales, в кишечнике членистоногих, но бесполо размножаются цепочками «артроспор», развивающихся из сегментов гиф (рис. 97, *Г*). Половое размножение неизвестно. На близкое родство с Harpellales указывают одинаковое строение септальных пор (рис. 8, *Б*, см. с. 33), сходство химического состава клеточных стенок, серологические реакции, а также пророста-

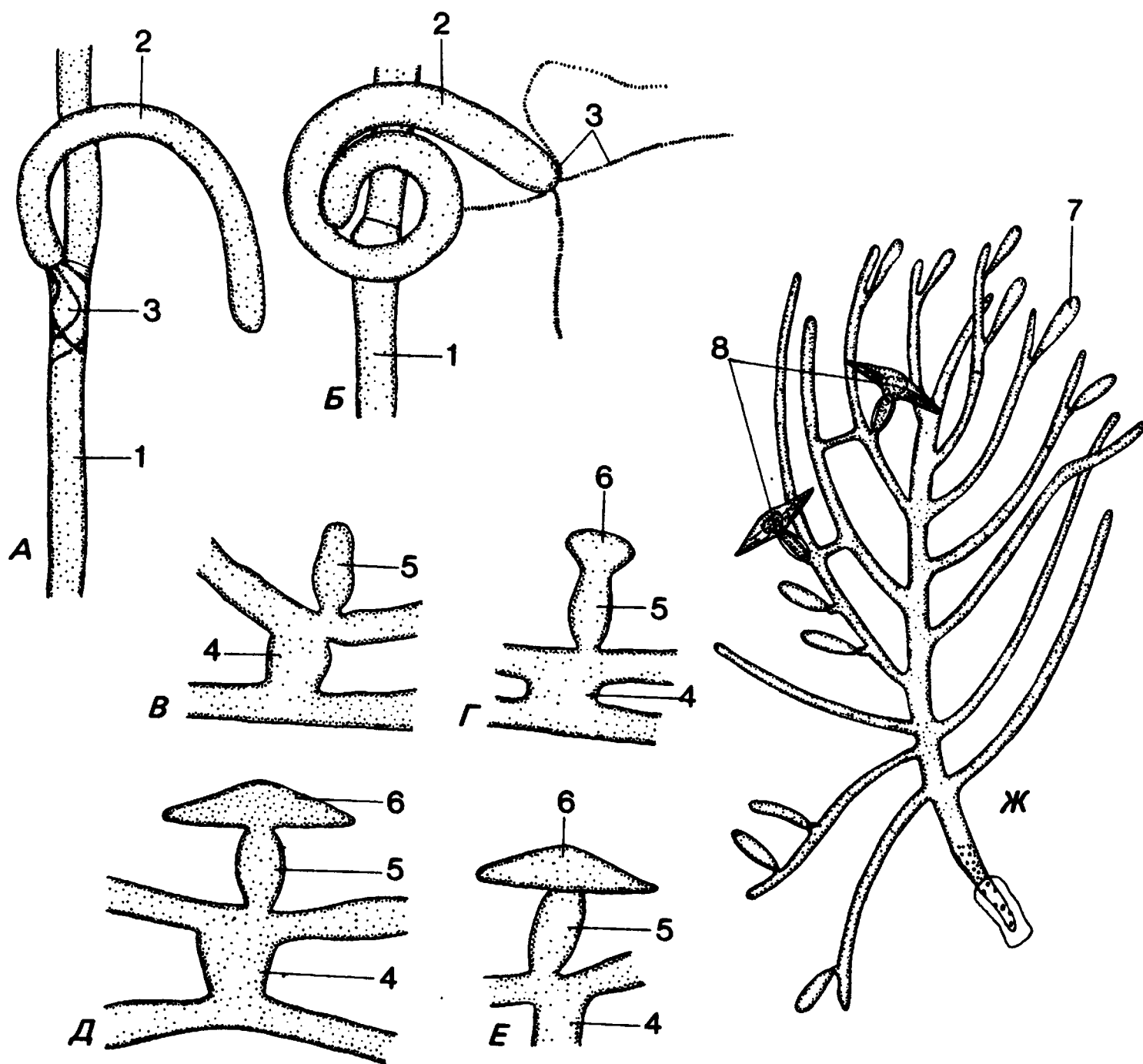


Рис. 96. А — Е. *Harpella melusinae*. А. Образовавшаяся на вегетативной гифе бесполой трихоспора (2), придатки которой (3) еще находятся внутри несущей клетки (1). Б. Зрелая высвободившаяся спора. В. Суспензорная клетка (5), развивающаяся над мостиком слияния (4). Г. Суспензорная клетка расширяется на вершине (6). Д. Расширенная часть развивается в зигоспору (6). Е. Зигоспора отделяется поперечной перегородкой. Ж. *Stipella vigilans*: разветвленный таллом с боковыми конидиями (7) и двумя зигоспорами (8) (А, Б: $\times 250$; В — Е: $\times 350$; Ж: $\times 200$; А — Е: по Lichtwardt R. W., Mycologia 59 [1967] 482—491; Ж: по Manier J.-F., Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. XII 10 [1969] 565—672)

ние «артроспор» в пределах цепочек сбоку от верхних септ (рис. 97, Г). Поодиночке отходящие в этих местах проростковые гифы гомологичны трихоспорам Harpellales.

Trichomycetes

К трихомицетам сейчас относят только два порядка — Escriniales и Amoebidiales (ср. с. 195). Они не близкородственны ни между собой, ни с какими-либо другими грибами. Половые стадии неизвестны. Мы рассматриваем этот класс аналогично дейтеромицетам (см. с. 296) как формальный таксон, объединяющий организмы с неизвестными филогенети-

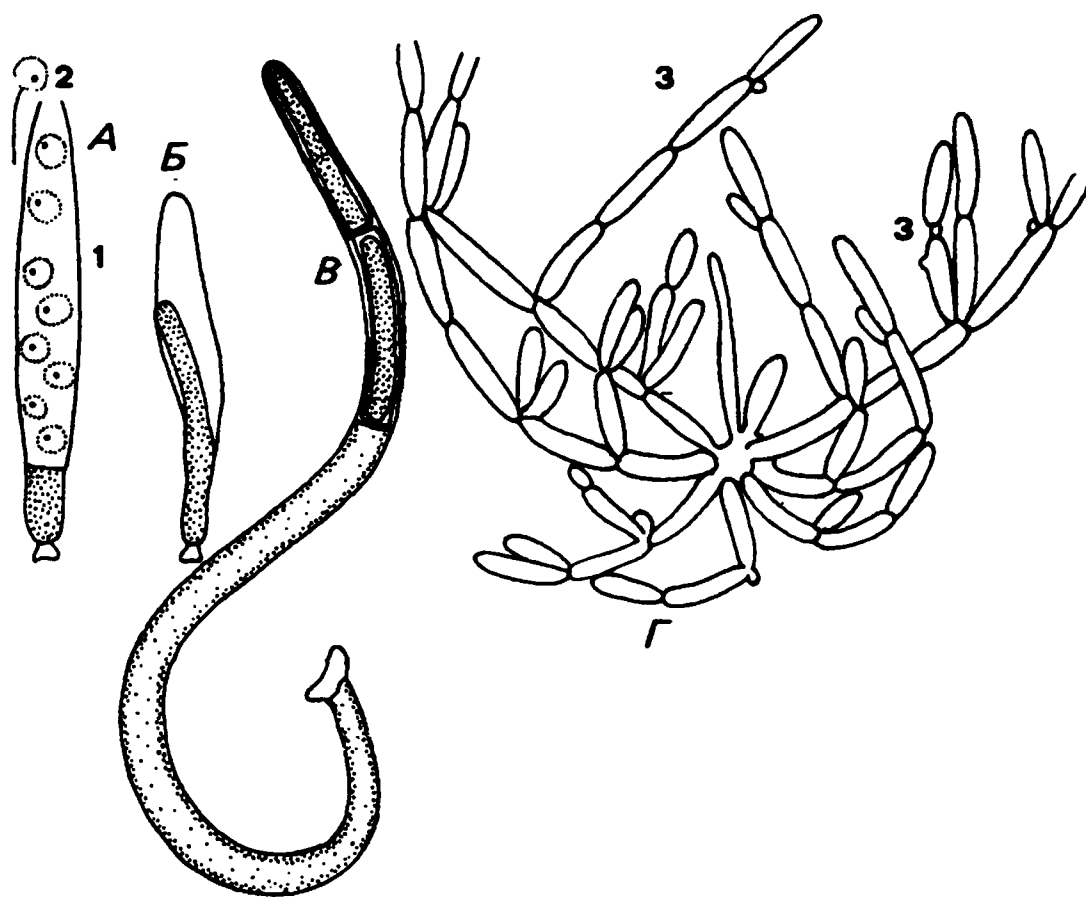


Рис. 97. А, Б. Хитридиомицет *Harpochytrium hedinii* (Harpochytriales, с. 189). А. Одноосевой таллом со зрелым апикальным спорангием (1) и вышедшей из него зооспорой (2). Б. Опорожненный спорангий, возобновляющийся от основания. В. *Enterobryus borariae* (Ессринаles): одноосевой таллом с апикальными односпоровыми спорангиолами. Г. *Orchesellaria tauguioides* (Asellariales) с цепочками артроспор, некоторые из которых прорастают с боков (3) (А — Б: $\times 600$; В: $\times 500$; ; Г: $\times 350$; Emerson R., Whisler H., Arch. Microbiol. 61 [1968] 195—211, Lichtwardt R. W., Mycologia 65 [1973] 1—20; Moss S. T., Trans Brit. Mycol. Soc. 65 [1975] 115—127)

ческими связями, обитающие в кишечнике или на хитиновом покрове членистоногих.

Ессринаles. *Enterobryus borariae* образует одноосевые талломы, каждый из которых прикрепляется присоской к хитиновому покрову кишечника хозяина. Спорангиоспоры образуются поодиночке в расположенных цепочкой спорангиолах, (рис. 97, В), а у других видов и в многоспоровых спорангиях, напоминающих спорангии у Harpochytriales, образующих зооспоры (рис. 97, А, Б). У некоторых видов известны также толстостенные хламидоспоры. В клеточных стенках Ессринаles обнаружена целлюлоза, а хитина нет.

Амебидiales. Спора *Amoebidium parasiticum*, попав на водное насекомое или ракообразное, при благоприятных условиях прорастет в простой (неразветвленный) поверхностный таллом (рис. 98, А), который целиком (голокарпно) превратится в спорангий. Дифференцировкой в нем эндоспор (спорангиоспор, рис. 98, Б) завершается бесполой цикл. Однако иногда орган, соответствующий спорангию, высвобождает вместо спор голые зачатки (амебы, рис. 98, В, Г), которые растут на хозяине, инцистируются (выделяют клеточную стенку) и разделяют свою протоплазму на споры (рис. 98, Г — Е).

Наличие амебоидной стадии, а также весьма своеобразных клеточных

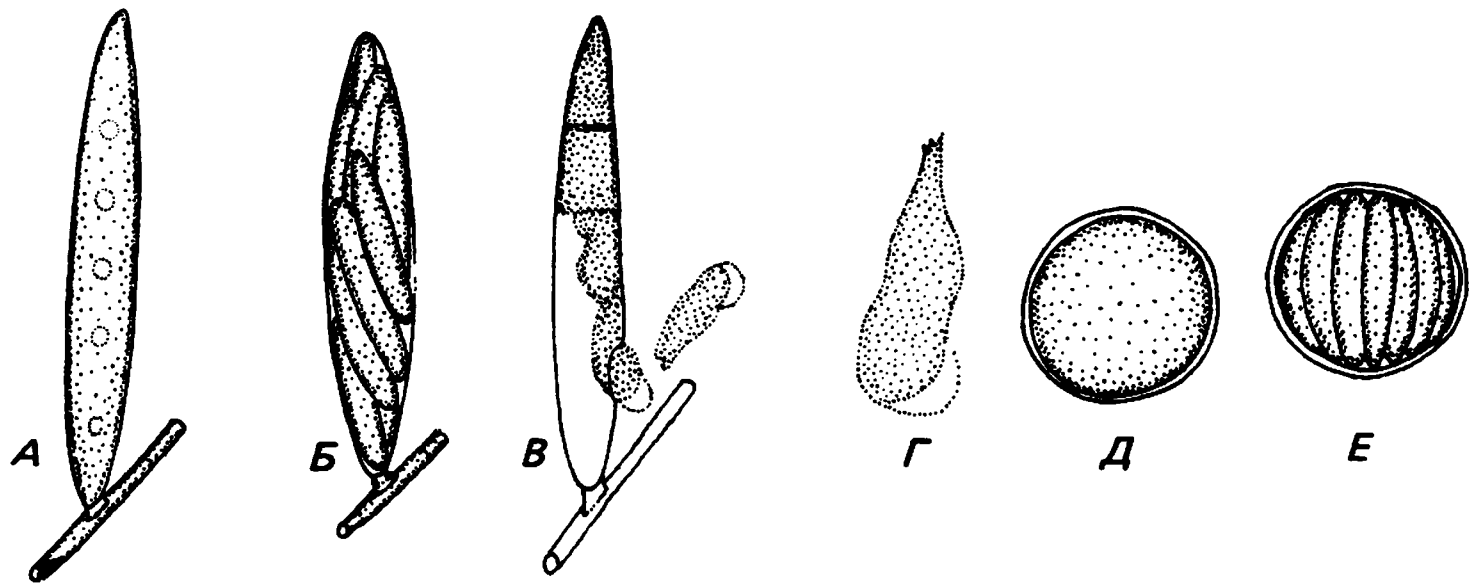


Рис. 98. *Amoebidium parasiticum*. *A.* Молодой таллом на ноге насекомого; он целиком превратится в спорангий. *Б.* Спорангий со спорангиоспорами. *В.* Частично опорожненный спорангий с амебами. *Г.* Амеба. *Д.* Покоящаяся спора. *Е.* Покоящаяся спора со спорангиоспорами (*A—B*: $\times 200$; *Г—Е*: $\times 1000$; по Whisler H. C. Amer. J. Bot. 49 [1962] 192—199)

стенок из галактозамина и галактана обуславливает изолированное положение в системе грибов немногочисленных представителей *Amoebidiales*.

Ascomycota

Отдел *Ascomycota* (сумчатые грибы, в том числе лишайниковые) включает немногим менее половины всех видов грибов. Если причислить к этому отделу филогенетически связанные с ним *Fungi imperfecti* без известных телеоморф (см. с. 296), он объединит свыше двух третей видов грибов. Соответственно многообразны и их морфологические и физиологические особенности, проявление их жизни и их требования к окружающей среде.

Общий для всех *Ascomycota* орган (отсутствующий у *Fungi imperfecti*) — сумка (аск), т. е. мейоспорангий телеоморфы (полового спороношения). Он отличается от прочих клеток и органов не только морфологически, но и положением и функцией в цикле развития. Как правило, внутри него происходят три важные события.

1. Кариогамия (слияние ядер). Два совместимых гаплоидных ядра объединяются в одно диплоидное. Обычно это происходит в молодой сумке. Исключения известны у эндомицетов (см. с. 206) и у *Taphrinomycetidae* (см. с. 213).

2. Мейоз (редукционное деление) у всех *Ascomycota* протекает (см. с. 74) в растущей сумке. После двух этапов деления, дающих четыре гаплоидных ядра, как правило, следует еще один митоз, так что сумки в конечном итоге часто содержат восемь гаплоидных ядер. Если митозов не происходит, их всего четыре, если митозов несколько, таких ядер соответственно больше.

3. Дифференцировка аскоспор сопровождается разделением плазмы

(с. 225) на части, окружающие гаплоидные ядра. Спор будет столько же, сколько этих ядер.

Талломы Ascomycota состоят из мицелия с равномерно септированными гифами (см. с. 32) или из колоний отдельных клеток (дрожжи, см. с. 34); клетки одно- или многоядерные. В пределах многоклеточных участков таллома клетки соединены между собой порами в септах; как правило, это простые центральные отверстия, только у эндомицетов разнообразные по строению. Типичные клеточные стенки двуслойные; этим признаком Ascomycota отличаются от Basidiomycota, у которых они многослойные.

Ascomycota подразделяются на два класса — Endomycetes и Ascomycetes; важнейшие их отличительные признаки приведены в табл. 24 (см. с. 192).

Endomycetes

Endomycetes (= Hemiascomycetes, ср. табл. 24 с. 192) почкуются или растут в виде гиф. Почкование в этом классе преобладает, но не является его отличительным признаком, так как у ряда видов здесь никогда не наблюдалось, а, с другой стороны, известно у некоторых Zygomycota, многих Ascomycetes и Basidiomycota. Гифы эндомицетов всегда септированные; септы бывают прободены микропорами (рис. 7, Б, В, см. с. 33), простыми порами (как у аскомицетов, рис. 9, А) или долипорами (как у Basidiomycota, но без парентесомы, ср. рис. 9, Г, с. 34). Клеточные стенки маннано-глюканового типа (табл. 12, см. с. 86); как и у зигомицетов, в клеточных гидролизатах обнаружена глюкуроновая кислота; у почкующихся клеток доля маннана в стенках всегда выше, чем у гиф того же штамма.

Достаточно однообразное в пределах класса половое размножение начинается с копуляции гаметангиев, за которой сразу же следует кариогамия (дикариофазы в отличие от всех Ascomycetes и Basidiomycota нет). Диплоидная зигота либо непосредственно превращается в сумку, либо размножается, а мейоз происходит позже, часто при недостатке питания, однако и в результате специфической индукции (ср. с. 75).

Бесполо эндомицеты размножаются либо почкованием клеток (бластически) (см. с. 34, ср. рис. 100 и рис. 11, с. 36), причем грань между вегетативным размножением и образованием конидий не всегда четкая, либо фрагментацией гиф (таллически, см. с. 66), как у *Geotrichum* (ср. рис. 39) или *Schizosaccharomyces* (рис. 100; здесь, однако, делятся отдельные клетки, а не гифы). Класс подразделяют на два порядка: Protomycetales представлены примерно 20 фитопатогенными видами, тогда как Endomycetales весьма разнообразны, распространены повсеместно, важны как агенты классического спонтанного брожения и современных ферментаций и охватывают экологически широкий спектр форм — от сапротрофных «сахарных грибов» до специализированных паразитов. Для

различения родов и видов наряду с немногими морфологическими используются физиологические признаки, особенно ферментативные. Относившийся сюда ранее порядок *Ascosphaerales* теперь включают в *Ascomycetes* (близок роду *Monascus*).

Endomycetales. У вида *Dipodascopsis uninucleata*, заселяющего трупы насекомых, две соседние клетки одной гифы дифференцируются в слегка увеличенные гаметангии, их примыкающие друг к другу клеточные стенки исчезают, оба ядра сливаются, и через некоторое время в зиготе (молодой сумке) начинается редукционное деление. Она удлиняется, становясь трубковидной, за мейозом ядра следует несколько митозов, и возникает множество аскоспор, соответствующее числу дочерних ядер. Оно точно не определено, так как деления несинхронны (рис. 99).

Вид *Endomyces magnusii*, встречающийся в пасоке деревьев, своим половым размножением несколько сходен с *Dipodascopsis*. К моменту половозрелости определенные клетки реагируют как женские и оплодотворяются, т. е. получают ядро от другой (мужской) клетки. Зигота превращается в восьмиспоровую сумку.

В вегетативной фазе развивается мицелий, который при некоторых условиях образует бокальчато почкующиеся клетки (ср. ниже «а»). Вообще, у дрожжей известны разные механизмы почкования и клеточного деления.

а) *Бокальчатое деление* (рис. 100, А — Д). В выпячивании (почке) материнской клетки дочерняя образует собственную стенку, оставляя после своего отделения базальную бокаловидную часть материнской стенки. На том же месте, в центре «бокала» могут происходить дальнейшие поч-

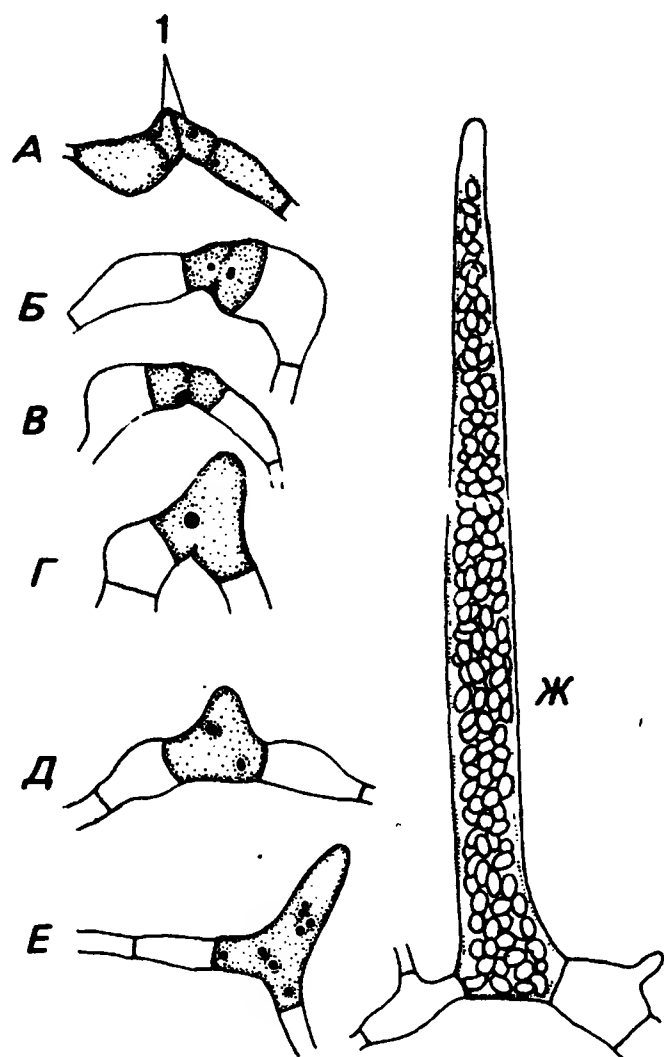


Рис. 99. *Dipodascus uninucleata*. А. Две гифальные клетки дифференцировались в гаметангии (1). Б. Клеточная стенка между гаметангиями исчезает. В. Слияние ядер. Г. Молодая диплоидная сумка растягивается. Д, Е. Мейоз. Ж. Многоспоровая сумка ($\times 800$; по Riggs R. Mycologia 29 [1937] 34—44)

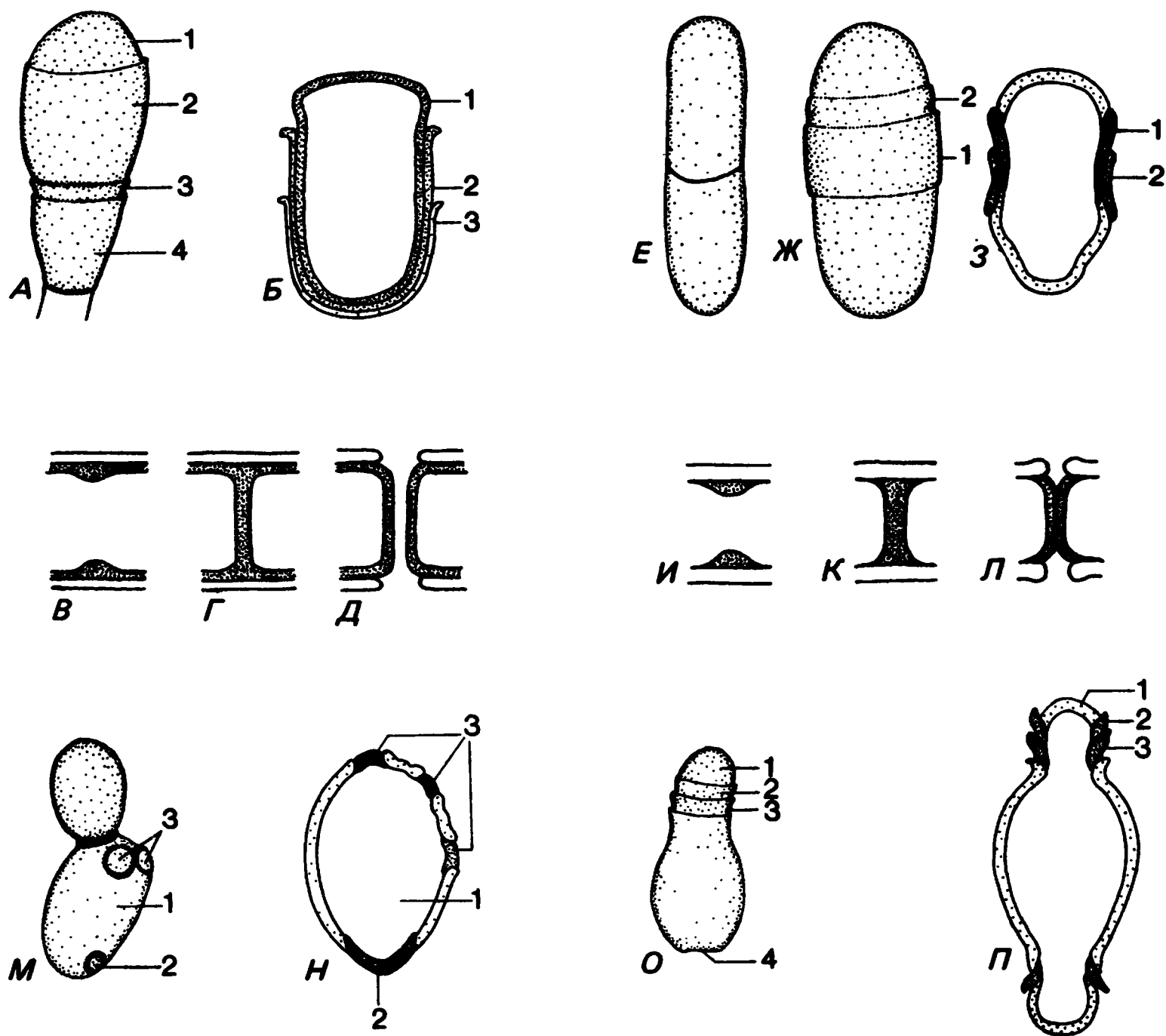


Рис. 100. А — Д. Образование таллоконидий по бокальчатому типу у *Endomyces magnusii*. А. Молодая конидия (1) окружена тремя бокальчиками (2—4) разного возраста. Б. Схематический разрез через молодую конидию (1), окруженную двумя бокаловидными остатками клеток (2, 3). В. Образование поперечной перегородки. Г, Д. Разделение клеток. Е — Л. Клеточное деление у *Schizosaccharomyces octosporus*. Е. Двуклеточное образование перед разделением дочерних клеток. Ж. Растущая дрожжевая клетка с двумя кольцами (1, 2), представляющими собой остатки стенок после более ранних делений. З. Схематический разрез через разрастающуюся клетку с двумя такими кольцами (1, 2). И. Начало образования поперечной перегородки в центре клетки. К. Образовавшаяся поперечная перегородка. Л. Разделение дочерних клеток. М, Н. Почкование по рубчиковому типу у *Saccharomyces cerevisiae*. М. Материнская клетка (1) с рубчиком после собственного образования (2) и двумя рубчиками (3) после отпочковывания дочерних клеток образует новую почку. Н. Схематический разрез через дрожжевую клетку с рубчиком от собственного образования (2) и тремя рубчиками (3) после отпочковывания в разное время дочерних клеток. О, П. Почкование по аннелидному типу у *Saccharomycodes ludwigii*. О. Отпочковывающаяся клетка (1), окруженная остатками стенок в виде воротничков (2, 3). От рубчика, оставшегося при обособлении материнской клетки (4), почкования еще не происходило. П. Схематический разрез через двусторонне почкующуюся дрожжевую клетку: 1 — аннелофоры, 2 — рубчиковые втулки, из которых выходят новые клетки ($\times 1000$; по Streiblova E., в печати)

кования, и соответственно их числу друг на друга наслаивается несколько бокалов (внутренний — самый молодой). Иногда почкующиеся клетки удлиняются в псевдогифы (ср. рис. 11, с. 36), известные у многих дрожжевидных таксонов.

б) *Размножение раскалыванием*. Небольшая группа дрожжей (род *Schizosaccharomyces*, например *Sch. octosporus*, рис. 100, E—Л) размножается поперечным делением (как бактерии). Септы закладываются примерно посередине цилиндрических клеток. Обе дочерние клетки с одинаковыми размером и формой, разделяясь, оставляют в местах исчезающего контакта рубчики; здесь же сохраняются остатки старой стенки в виде колец, которые бывают различимы даже после удлинения и деления дочерних клеток. Неоднократно размножавшиеся особи несут систему концентрических колец разного возраста.

в) *Рубчиковое почкование*. Большинство дрожжей, почкуясь, сохраняют рубчики (например, *Saccharomyces cerevisiae* — пекарские, винные и пивные дрожжи). На материнской клетке локально выпячивается клеточная стенка, а разрастающаяся дочерняя клетка позже отделяется стенкой. На обеих остаются кольцевые рубчики. Каждое следующее почкование происходит в другом месте клетки, поэтому ее относительный возраст можно узнать по их числу (обнаружено до 32; рис. 100, М, Н).

г) *Аннелидное почкование*. Подобно образованию у Fungi imperfecti бластоконидий на аннелидах (рис. 35) происходит почкование у так называемых апикулятных дрожжей (например, *Saccharomycodes ludwigii*, рис. 100, О, П). Оно ограничено двумя полюсами (биполярное почкование) и осуществляется на них поочередно. Дочерняя клетка оставляет после себя рубчик, из центральной «втулки» которого позже выходит следующая клетка. Зоны отделения остаются различимыми в виде колец. После каждого почкования малозаметный терминальный вырост удлиняется. У старых клеток с обоих концов эти выросты несут по многу колец.

Поскольку дрожжи вегетативно растут как в гапло-, так и в диплофазе, у них три онтогенетических уровня (ср. рис. 101). Из «кардинальных пунктов онтогенеза» (ср. табл. 8, с. 70) плазмогамия (П) и кариогамия (К) у эндомицетов следуют непосредственно друг за другом (рис. 101, столбец «Копуляция»); в качестве гаметангиев функционируют чаще всего одноядерные почкующиеся клетки или аскоспоры. Мейоз, как и у всех Ascomycota, происходит в сумке. Дифференцировка дрожжевых аскоспор представлена на рис. 48 (см. с. 75). В отличие от аскомицетов (рис. 114, с. 226), у эндомицетов каждая спора в сумке с самого начала окружена собственной мембраной (плазмалеммой).

1. *Гапlobионтный уровень*. Вегетативное размножение *Schizosaccharomyces octosporus* происходит в гаплофазе. Только в конце ее дрожжевые клетки образуют пары, копулируют, и их ядра сливаются. Ядро зиготы сразу же делится мейотически, и в три этапа возникает восемь аскоспор.

Вид *Nadsonia fulvescens*, который подобно *Endomyces magnusii* встречается в пасоке деревьев, также растет как гапlobионт. Однако в копуля-

Сумка	Гаплоидная фаза	Копуляция	Зигота	Диплоидная фаза	Сумка
Гапобионтный уровень					
<i>Schizosaccharomyces octosporus</i>					
Педогамия					
<i>Nadsonia fulvescens</i>					
Гапло-диплобионтный уровень					
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>					
Диплобионтный уровень					
<i>Saccharomycodes</i>		<i>ludwigii</i>			

Рис. 101. Циклы развития дрожжей (примерно × 500)

ции участвуют не две любые почкующиеся клетки, а только материнская клетка и еще не отделившаяся от нее дочерняя. Первая образует на полюсе, противоположном месту отпочковывания второй, вырост; в него переходят оба ядра и там сливаются. После непосредственно следующего за этим мейоза три дочерних ядра дегенерируют, и образуется единственная аскоспора.

2. Гапло-диплобионтный уровень. У *Saccharomyces cerevisiae* почкующиеся гаплоидные клетки копулируют; возникающие при этом диплоидные клетки (зиготы) продолжают почковаться, так что время от времени обе фазы встречаются совместно. Диплоидные клетки часто несколько крупнее; при особых условиях из них образуются сумки (ср. рис. 101).

3. Диплобионтный уровень. У *Saccharomycodes ludwigii* копулируют аскоспоры, чаще всего — внутри сумок; вегетативное размножение происходит в диплоидной фазе.

Многие дрожжевидные грибы никогда не образуют сумок и аскоспор и должны считаться Fungi imperfecti (аспорогенные дрожжи). Часть из них наверняка относится филогенетически к Saccharomycetaceae, прочие же, по-видимому, к другим классам, поскольку дрожжевидный рост присущ не только эндомицетам (см., например, Taphrinales, с. 212; Exobasidiales, с. 278; Ustilaginales, с. 264).

За счет своих ферментативных способностей и быстрого размножения дрожжи играют важную роль в естественных процессах разложения органики. Это уже давно используется человеком (например, спиртовое брожение). Другие Endomycetales — паразиты растений (например, *Sperthophthora gossypii* в коробочках хлопка) или, реже, возбудители гнойных заболеваний теплокровных.

Protomycetales, к которым относится всего около 20 видов, паразитируют на цветковых растениях, вызывая часто обширные обесцвечивания листьев (например, *Taphridium umbelliferarum*) или пузыревидные гипертрофии (например, *Protomyces macrosporus*; оба названных вида — у зонтичных). Аскоспоры могут попарно конъюгировать сразу же после высвобождения или оставаться гаплоидными, но в обоих случаях не почкуются. Только диплоидные клетки образуют мицелий, с помощью которого гриб внедряется в хозяина. Септированные гифы распространяются между его клетками; при этом интеркалярно или терминально на них образуются взутые, округлые, окруженные двуслойной стенкой многоядерные аскогенные клетки. После периода покоя каждая из них прорастает одной сумкой, которая, образовав собственную стенку, выходит из материнской клетки. В центре сумки формируется крупная вакуоль, оттесняющая к периферии плазму с ядрами, где последние мейотически делятся; каждое из четырех дочерних гаплоидных ядер окружается плазмой. Возникающие таким образом многочисленные аскоспоры собираются у вершины сумки и все вместе выбрасываются наружу.

Клеточные стенки Protomycetales не содержат, как и у некоторых Endomycetales, хитина, а только глюканы.

Ascomycetes

У аскомицетов половые ядра после плазмогамии (слияния цитопластов) сами не сливаются, а неоднократно митотически делятся (чаще всего одновременно), и возникающие таким образом ядерные пары распределяются по разделяющимся септами клеткам. Возникающая система аскогенных гиф, содержащих по два разнополых гаплоидных ядра в клетке, называется дикарионом. Как правило, он трофически несамостоятелен (исключение — Taphrinomycetidae), т. е., как и остальные репродуктивные структуры, зависит от питающих гиф. За редкими исключениями (например, Taphrinomycetidae), сумки заключены в «домики» (плодовые тела-аскомы), обычно мелкие (меньше 1 мм в диаметре) и незаметные, часто погруженные в субстрат. Лишь немногие виды образуют крупные, хорошо различимые аскомы (например, съедобные сморчки, рис. 127 на с. 240, трюфели, рис. 128 на с. 241) или комплексы (стромы) нескольких или многих аском, окруженных грибной тканью (например, *Xylaria huroxylon*; рис. 139 на с. 241).

Клеточные стенки аскомицетов содержат хитин (обычно свыше 10%) и глюканы, исключительно редко — также целлюлозу. Поперечные пере-

Таблица 26. Подклассы Ascomycetes

Подкласс (число видов)	Аскомы	Организация таллома		Питание дикариофазы
		Вегетативная фаза	Репродуктивная фаза	
Ascomycetidae (свыше 45 000)	+	Гаплоидный мицелий	Аскогенные гифы в плодовых телах	Через гаплоидные вегетативные гифы
Laboulbeniomycetidae (ок. 1500)	+	Рецептакул с клеткой-ножкой, гиф нет	Аскогенные клетки, способные свободно перемещаться в полости плодовых тел	Через жидкость плодового тела
Taphrinomycetidae (ок. 100)	—	Гаплоидная: почкующиеся клетки; дикарион: интраматрикальный мицелий	Дикариотичные гифы в ткани хозяина	Самостоятельное (эндопаразитизм в ткани растения)

городки гиф прободены центральной порой, так что соседние протопласты сообщаются друг с другом и для межклеточного транспорта питательных веществ и обмена органеллами нет препятствий. Часто возле этих пор находятся одно или несколько округлых плотных образований (телец Воронина), которые позже замыкают их и прекращают такое свободное прохождение материала.

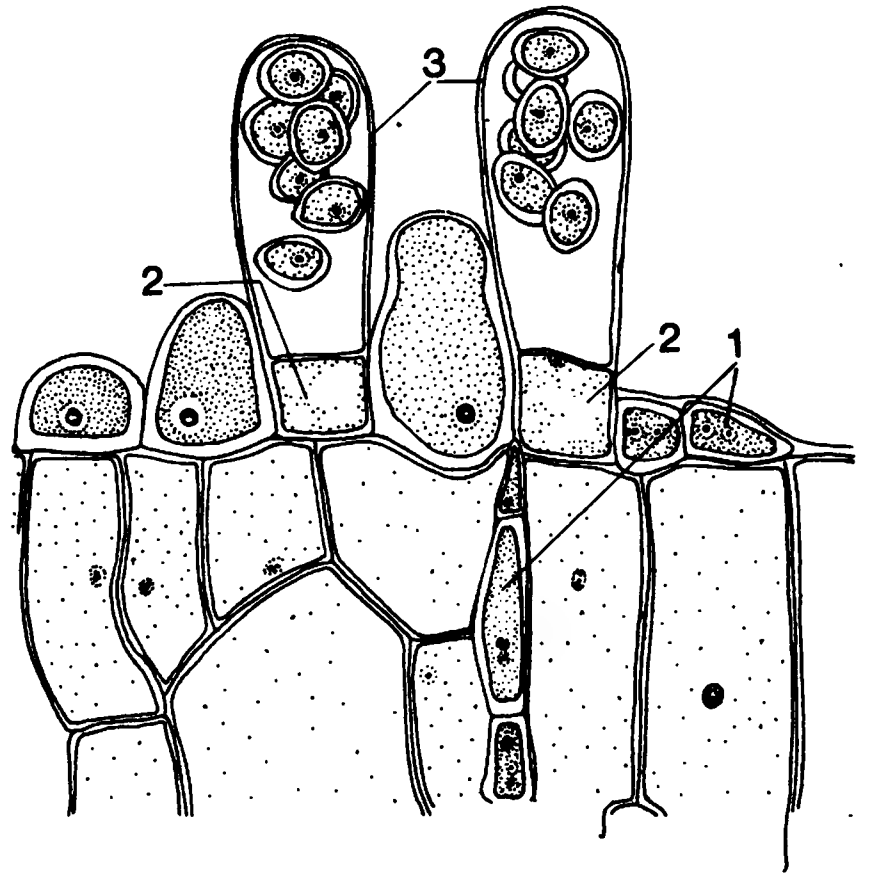
Класс разделяют на три подкласса: Ascomycetidae, Taphrinomycetidae и Laboulbeniomycetidae; их важнейшие отличительные признаки приведены в табл. 26.

Taphrinomycetidae

Примерно 100 паразитических видов этого подкласса, объединяемые в его единственный род *Taphrina*, отличаются от прочих аскомицетов несколькими фундаментальными признаками. Как и у эндомицетов, аскомы отсутствуют, а сумки развиваются над тканью хозяина, покрытой более или менее сплошным слоем мицелия. Однако в жизненном цикле есть трофически самостоятельная паразитическая дикариофаза, что сближает эти грибы с базидиомицетами. Не так, как у прочих аскомицетов, развиваются и устроены сумки (ср. табл. 26).

Taphrinales. Наиболее изученный представитель порядка — возбудитель курчавости листьев персика и миндаля *Taphrina deformans*. Аскоспоры попадают на ветви, сучья и почки своих хозяев и прорастают почкующимися клетками, которые могут сапротрофно заселять субстрат. Скромные потребности и высокая сопротивляемость холоду и сухости

Рис. 102. Образование сумок у *Taphrina deformans*: 1 — аскогенные гифы; 2 — клетки-ножки; 3 — сумки ($\times 750$; по Martin E. M., Amer. J. Bot. 27 [1940] 743—751)



обеспечивают их выживаемость. Позже за счет митотического деления ядра эти клетки становятся двуждерными (партеногамия, ср. с. 218). Весной проростковые гифы внедряются в молодые листья, разрастаются между их клеток дикариотичным мицелием и вызывают бросающуюся в глаза гипертрофию зеленых тканей.

Позже гриб формирует под кутикулой компактный слой клеток (проаски). В них осуществляется кариогамия. Диплоидные клетки несколько увеличиваются в размерах и после митоза образуют нижнюю клетку-ножку и расположенную над ней сумку (рис. 102), в которой происходят мейоз, один митоз и спорообразование; клетка-ножка дегенерирует.

Плазмалемма впячивается от стенки сумки внутрь ее и окружает каждую будущую аскоспору (гаплоидное ядро и плазму) двойной мембраной, из которой позже формируется споровая стенка (ср. с. 225). Мем-

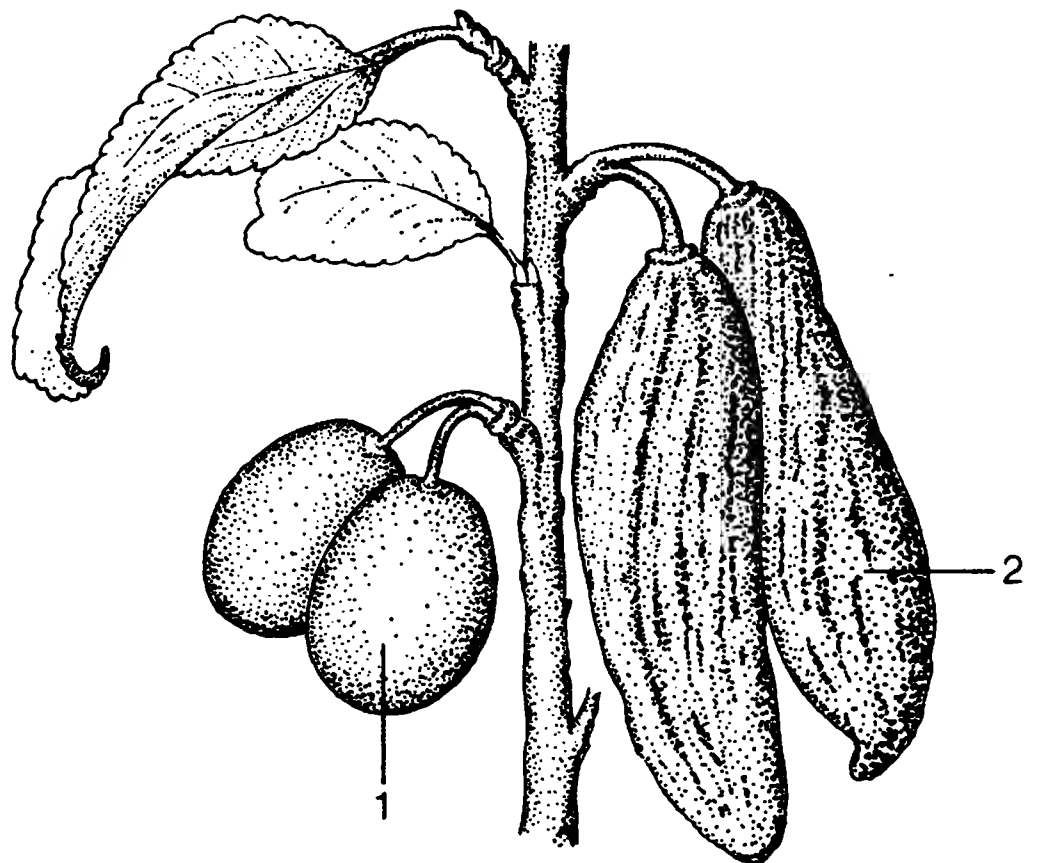


Рис. 103. *Taphrina pruni*. Рядом со здоровыми костянками сливы (1) находятся плоды (2), деформированные грибом (1/2 нат. величины; по Laubert R. in Sorauer P. Handbuch für Pflanzenkrankheiten 2, Bd. 1 [1928] 457—499)

бранный мешок, у других аскомицетов независимый от плазмалеммы, здесь отсутствует. Стенка зрелой сумки, прорывающейся тем временем через кутикулу наружу, двуслойная; на вершине она вскрывается простой трещиной, и аскоспоры с силой из нее выбрасываются.

Грибы этого подкласса можно культивировать в лаборатории. При этом они образуют слизистые желтоватые колонии почкующихся (дрожжевидных) клеток. У своих хозяев (папоротников, березовых, буковых, розовых и др.) они иногда вызывают (например, *T. deformans*) заметную гипертрофию листьев или — при многолетнем развитии мицелия в ветвях — чрезмерное ветвление (ведьмины метлы, например, *T. betulina* на березах). Бросаются в глаза также «кармашки», образуемые *T. pruni* из плодов сливы (рис. 103).

Развитие сумок может происходить не так, как описано: клеток-ножек не возникает или внутри аскогенной диплоидной клетки образуется сумка с собственной стенкой, позже прорывающаяся наружу.

Laboulbeniomycetidae

Грибы этого подкласса — эктопаразиты членистоногих, преимущественно насекомых. Их таллом состоит из простой клетки-ножки, которая незаметными гаусториями поглощает пищу из хитинового покрова хозяев. Рецептакул образован разным количеством расположенных в определенном видоспецифичном порядке клеток и несет придатки. Из него развиваются один или несколько перитециев. Рецептакулы примерно 1500 видов этого подкласса разнообразны и часто причудливы по форме.

Лабульбениомицетиды по характеру митоза, строению септальных пор, дифференцировке аскоспор и наличию цистерн аппарата Гольджи примыкают к типичным аскомицетам, однако отличаются от них отсутствием мицелия, своеобразным развитием и формой аском и отпочковыванием от аскогенных клеток сумок, которые свободно плавают в полости перитеция.

Laboulbeniales. Ход развития относительно большого числа видов этого порядка рассмотрим на примере гриба *Stigmatomyces baerii*, поселяющегося на комнатных мухах. Поражая живых насекомых, питается он, насколько известно, их неживым веществом, не проникая в клетки тела. Удлиненная аскоспора приклеивается к поверхности хозяина своим базальным слизистым придатком и внедряется в панцирь короткой ножкой, которая как поглощает пищу, так и служит для закоривания. После первого поперечного деления аскоспоры (рис. 104, А) верхняя клетка развивается в мужской половой аппарат (рис. 104, Б—Е), т. е. образует несколько фиалид (спорообразующих клеток), из которых выходят мелкие бесцветные спермации (каждый с одним мужским ядром). Вслед за этим из нижней клетки исходной аскоспоры вырастает боковая ветвь (рис. 104, Ж, З) — будущее плодовое тело. Внутри него дифференцируются однокле-

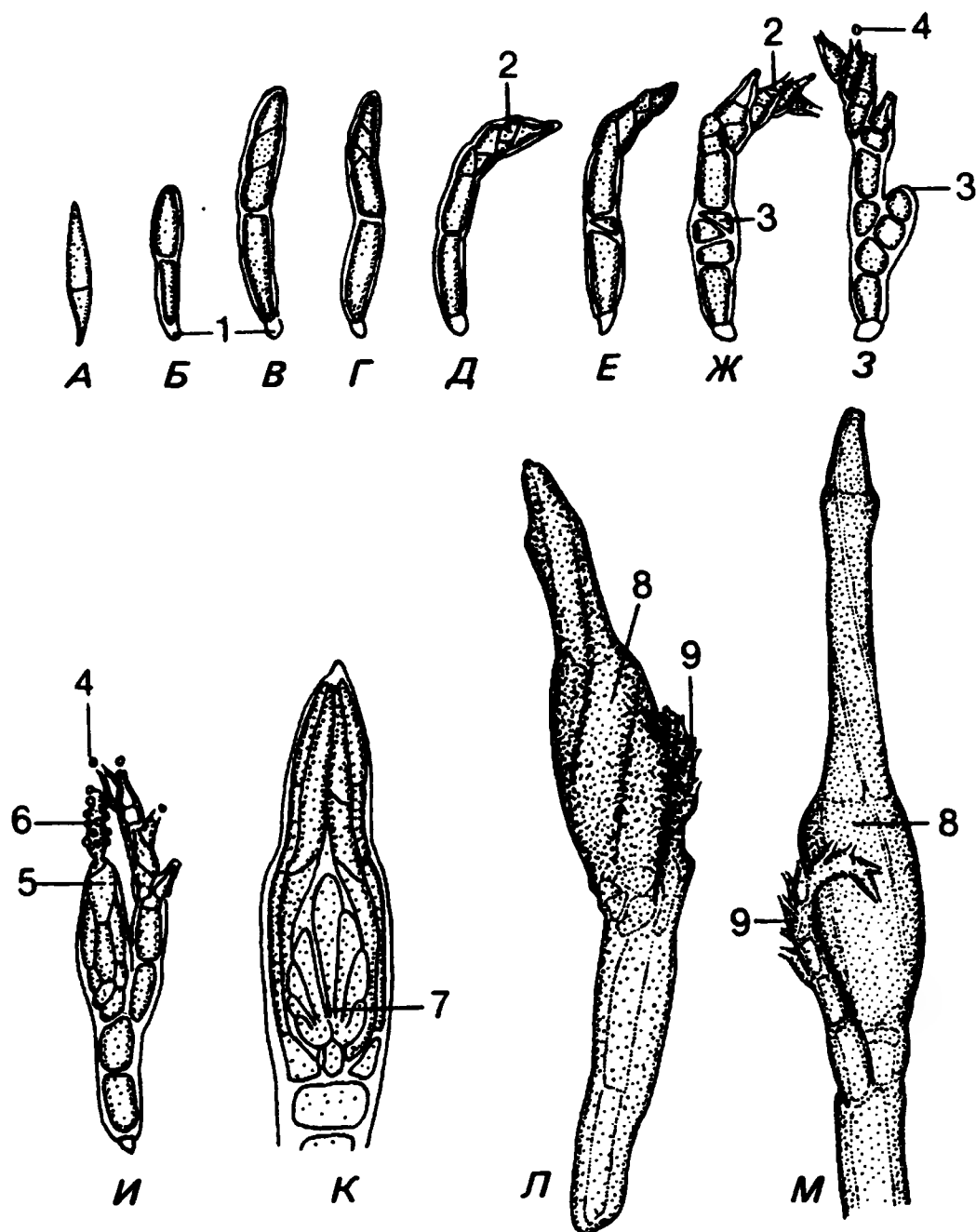


Рис. 104. *Stigmatomyces baerii*. Развитие плодового тела на комнатной мухе. *А, Б.* Прораствание аскоспоры путем деления на две дочерние клетки и образование ножки (1). *В — Е.* Дальнейшие деления верхней клетки, из которой возникает будущий антеридий с несколькими фиалидами (2). *Ж.* Нижняя клетка отделила материнскую клетку будущего архикарпа (3). *З, И.* Во время образования сперматиев (4) фиалидами антеридия развивается архикарп, состоящий из аскогона (5) и трихогины (6), на которую попадают сперматии. *К.* Полузрелый перитеций с пучком молодых сумок (7). *Л.* Зрелое плодовое тело с перитецием (8) и уже не функционирующим антеридием (9). *М.* *S. sarcophagae*: зрелое плодовое тело (*А — М*: $\times 200$; по Thaxter R., Mem. Amer. Acad. Arts and Sc. 12 [1896] 195—429)

точный аскогон, а над ним трихофорная клетка с трихогиной (воспринимающей гифой) (рис. 104, *Л*). Сперматии попадают на трихогину, после чего происходит оплодотворение. Из дикариотичного аскогона развивается целый пучок тонкостенных сумок, каждая из которых содержит по четыре аскоспоры (рис. 104, *К, Л*).

Многие лабульбениевые, как и *Stigmatomyces baerii*, однодомны: их мужские и женские органы находятся на одном и том же рецептакуле. Известны и двудомные представители порядка, например *Polyandromyces coptosomalis* (на клопе *Coptosoma maculatum*), с морфологически различными мужским и женским талломами. У прочих аскомицетов двудомность не обнаружена (зато она есть у эндомицетов).

Некоторые представители порядка культивировались в лаборатории, однако, за исключением морфологии его многочисленных родов и нескольких семейств, наши знания здесь еще очень фрагментарны.

Ascomycetidae

Подавляющее большинство настоящих аскомицетов, включая большинство лишайниковых микобионтов, относится к этому подклассу. Согласно Хенссену и Янсу (Henssen, Jahns, 1974), только лишайниковые грибы, тесно ассоциированные с водорослями, насчитывают здесь около 16 000 видов; прочие 30 000 известных представителей аскомицетид — паразиты животных, растений, других грибов или же сапробионты. Высокое разнообразие онтогенетического развития, морфологии и приспособлений к окружающей среде сильно осложняют систематику этих грибов. Представленная ниже система упрощена по сравнению с большинством предлагавшихся и лишь обозначает целый ряд возможностей дальнейшего подразделения. Разнообразны развитие и облик не только половых (телеоморф), но и бесполов (анаморф) спороношений этих грибов. Формирование обеих репродуктивных форм к тому же обусловлено множеством генетических и экологических факторов, на которых мы остановимся очень коротко; они вызывают многочисленные отклонения от считающихся типичными процессов.

А. Телеоморфы

Телеоморфе соответствуют процессы, ведущие к развитию зрелых сумок и аскоспор, и сами эти структуры. Выделяют такие фазы развития.

1. Плазмогамия (копуляция и образование ядерных пар). Различные формы дикариотизации аскомицетов приведены в табл. 27.

а) Гаметангиогамия. Гомоталличный вид *Pyronema domesticum* (Pezizales, см. с. 238) образует на отдельных гифах пучки многоядерных гаметангиев: булавовидных мужских (антеридиев) и обычно округлых женских (аскогонов). На вершине аскогона развивается червеобразная воспринимающая гифа (трихогина-акрогина), ядра которой дегенерируют (рис. 105). Она прикладывается своей вершиной к расположенному рядом антеридию, мужские ядра переходят по ней в аскогон и перемешиваются там с женскими ядрами. Затем из вершины женского гаметангия вырастают многочисленные аскогенные гифы, в которые попадают потомки исходных делящихся ядер. Только позже эти дикариотичные гифы последовательно септируются, начиная от основания; их нижние клетки остаются многоядерными, а в верхних находится по одной паре ядер.

Сходно происходит гаметангиогамия у *Venturia inaequalis*, возбудителя парши яблони. Однако этот гриб гетероталличен, и копулирующие гаметангии развиваются на разных талломах. Гаметангиогамия без трихогины свойственна Eurotiales (ср. рис. 120, с. 234).

Таблица 27. Формы дикариотизации у аскомицетов

Оплодотворение	Женский орган	Мужской орган
<i>Перекрестное или самооплодотворение</i>		
а) Гаметангиогамия	Аскогон с трихогиной или без нее	Антеридий
б) Дейтерогамия	Аскогон с трихогиной	Антеридия нет, вместо него клетки гиф, конидии или спермации
в) Соматогамия	Аскогона нет, вместо него клетки гиф, аскоспоры, конидии или почкующиеся клетки	Антеридия нет, вместо него клетки гиф, аскоспоры, конидии или почкующиеся клетки
<i>Замена полового процесса</i>		
г) Партеногамия	Самооплодотворение внутри аскогона	Антеридия и замены ему нет
д) Апомиксис	Аскогон может встречаться как морфологический реликт, но функционально он не имеет значения	Антеридия и половой реакции нет, развитие в гаплофазе

б) *Дейтерогамия*. У многих аскомицетов, образующих аскогоны и трихогины, неизвестны морфологически дифференцированные антери-

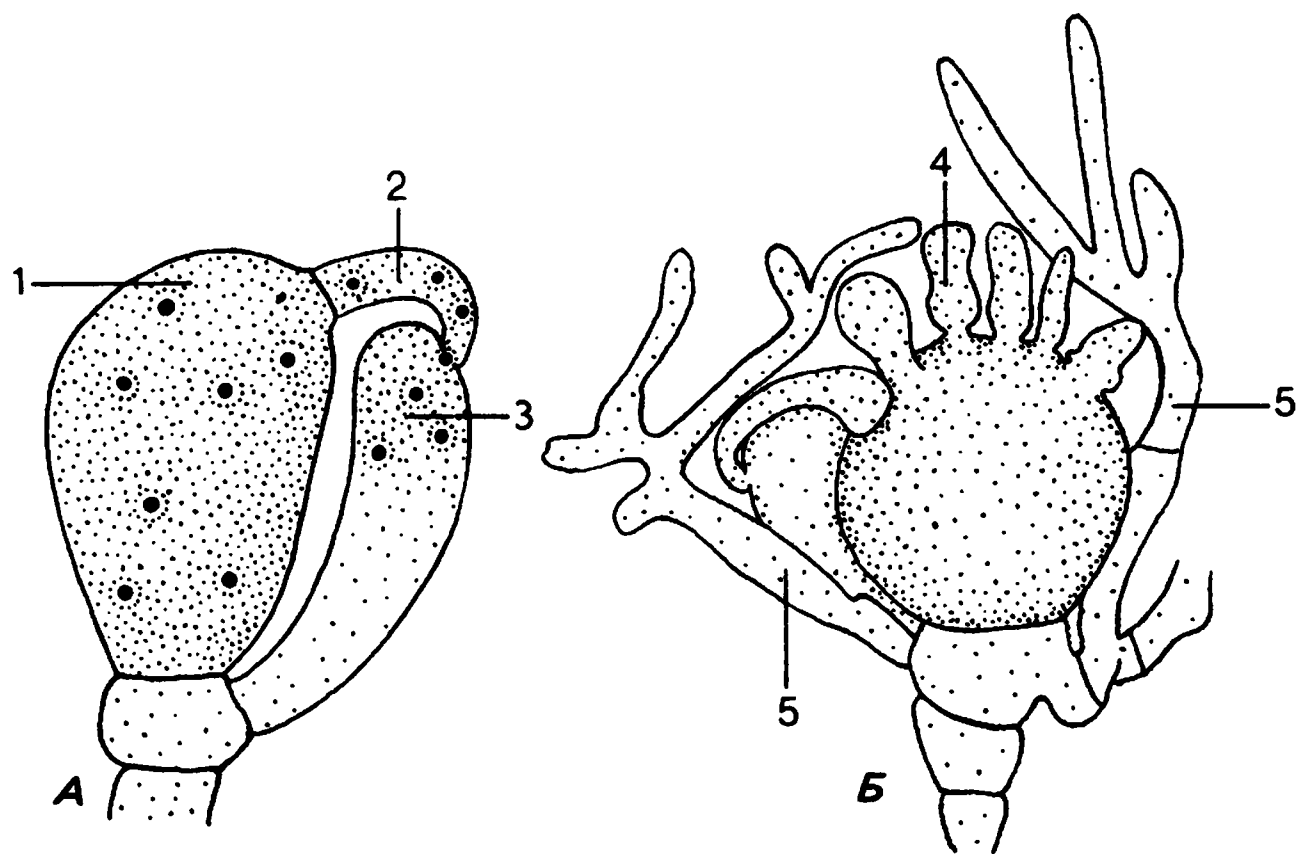


Рис. 105. *Pyronema domesticum*: А — гаметангиогамия; Б — начало образования аскогенных гиф, 1 — аскогон; 2 — трихогина; 3 — антеридий; 4 — аскогенные гифы; 5 — гаплоидные покровные гифы (× 500; по Moore E., Am. J. Bot. 50 [1963] 37—44; Wilson I. M., Ann. Bot. 50 [1952] 321—339)

дии. У оплодотворяющих мужских ядер различное происхождение. Так, трихогина обитателя помета *Sordaria fimicola* копулирует с обычными клетками гиф, а оранжевой хлебной плесени *Neurospora sitophila* (Sphaeriales) — с макро- и микроконидиями; здесь и те и другие конидии способны прорасти в новые талломы, тогда как микроконидии паразита клевера *Mycosphaerella killianii* (Dothideales) служат только поставщиками мужских ядер, т. е. спермациями.

в) **Соматогамия.** Дифференцированных мужских и женских гаметангиев не образуется. Половая копуляция и связанная с ней дикариотизация обеспечиваются клетками обычных вегетативных гиф, как у важного паразита культурных растений *Sclerotinia sclerotiorum* (Leotiales), или гаплоидными клетками внутри зачатка аскомы, как у обитающего в стеблях трав *Comoclathris pentamera* (Dothideales).

Гаметангио-, дейтеро- и соматогамия возможны как между разными талломами (перекрестное оплодотворение, самостерильность, с. 117), так и в пределах одного таллома (самооплодотворение, автогамия). Каждому виду обычно свойствен только один из этих способов.

г) **Партеногамия.** Двухядерность достигается без участия антеридиев, за счет копуляции между собой соседних клеток многоклеточного аскогона, например, у *Ascobolus citrinus* (Pezizales). Особый случай партеногамии известен у *Chaetomium trigonosporum* (Sphaeriales). В его (морфологически различимом) аскогоне копуляции не происходит; первоначально многоядерные аскогенные гифы разделяются на **однойдерные** клетки. В конечных клетках гиф — будущих сумках — происходит митоз, и два дочерних ядра сливаются друг с другом. Естественно, партеногамия всегда автогамна.

д) **Аномиксис.** Хотя у *Ascobolus equinus* аскогоны закладываются, ни в них, ни где-либо еще спаривания и слияния ядер не происходит. Весь жизненный цикл протекает в гаплофазе, хотя морфологически (если не рассматривать ядра!) образование аскоспор идет по той же схеме, что и у нормальных половых форм.

2. Развитие сумки. Плазмогамия дает дикариотичный мицелий — несамостоятельную трофически систему гиф. Из них по одной из следующих схем (а — г) возникают сумки.

а) **Крючком.** Конец бокового ответвления аскогенной гифы загибается, одно из двух ядер переходит в вершину изгиба (крючка), после чего оба ядра одновременно делятся. Вершина крючка отделяется поперечными перегородками от его конца (терминальной, направленной назад клетки) и ножки (более старой части аскогенной гифы). Субтерминальная верхушечная клетка остается двухядерной и позже превращается в сумку. Однойдерные концевая клетка и клетка-ножка либо не изменяются, либо (чаще) сливаются друг с другом, и образующаяся — снова двухядерная — клетка дает еще один крючок. За счет повторения этого процесса может возникать целый пучок сумок (рис. 106, А — Г).

Поры в септах между сумкой, концевой клеткой и клеткой-ножкой за-

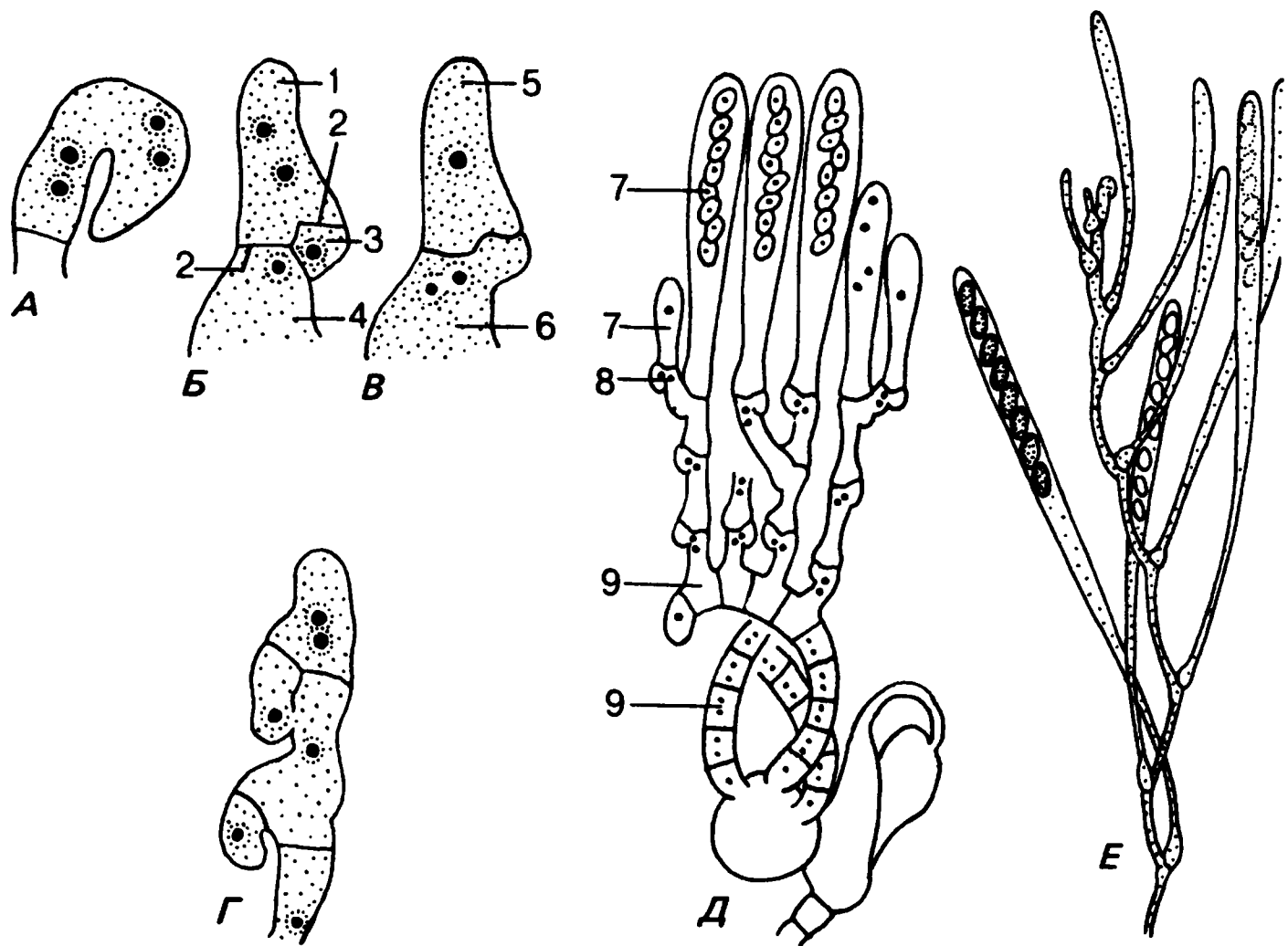


Рис. 106. Образование сумок «крючком». *A — Д. Pyronema omphalodes*. *A*. Начало образования крючка (деление обоих ядер дикариона уже закончено). *Б*. Отделение вершины крючка (1) поперечными стенками (2), слияние концевой (3) и базальной клеток (4) в дикарион (6). *В*. В верхушечной клетке (5) — будущей сумке — ядро после происшедшей кариогамии диплоидно. *Г*. Повторное образование крючка. *Д*. Система аскогенных гиф (схематизировано) с сумками (7), крючками (8) и аскогенными гифами (9). *Е. Daldinia concentrica*. Аскогенные гифы с сумками на разных стадиях развития (*A — B*: $\times 1000$; *Г*: $\times 800$; *Д*: $\times 200$; *Е*: $\times 200$; *A — Г*: по Wilson I. M. A., Ann. Bot. 16 [1952] 321—339; *Д*: по Chadeaud M., Bull. Soc. Mycol. Fr. 69 [1953] 199—219; *Е*: по Ingold C. T., Trans. Brit. Mycol. Soc. 37 [1954] 108—110)

крываются пробками, так что переход через них органелл исключается, но питание сумки по-прежнему обеспечивается.

У *Pyronema omphalodes* даже терминальная клетка крючка обязательно превращается в сумку. Она остается двуядерной, снова образует крючок, и так повторяется несколько раз. За счет этого возникает своеобразная система ветвления гиф с крючками (рис. 106, *Д*), которая встречается также у *Daldinia concentrica* (Sphaeriales, рис. 106, *Е*). Описанный тип образования сумок у аскомицетид явно преобладает.

б) Пряжкой. У *Sclerotinia sclerotiorum* и *S. trifoliorum* (Leotiales) каждое деление клетки в образующихся позже (вторичных) аскогенных гифах сопровождается ее боковым выпячиванием. Одно ядро переходит в него, делится одновременно с оставшимся в клетке, а вырост загибается назад и снова соединяется с ней (рис. 107). Между дочерними ядрами как в основной оси гифы, так и в боковом выросте (пряжке) закладывается поперечная стенка. В результате обе дочерние клетки (каждая занимает половину исходной осевой клетки и половину пряжки) вновь становятся двуядерными. Из апикальной клетки такой аскогенной гифы развивается пер-

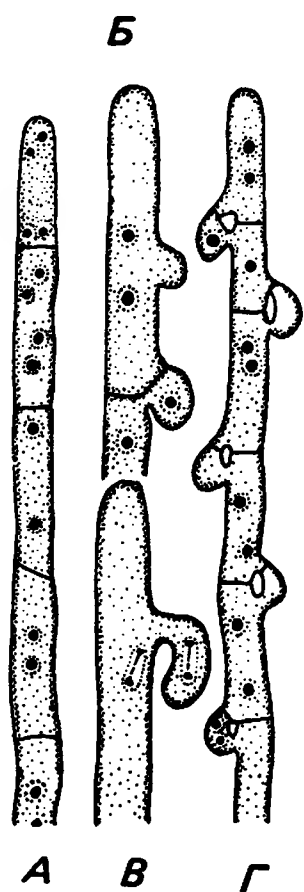


Рис. 107. Дикариотичные гифы *Sclerotinia trifoliorum*. А. Первичные аскогенные гифы без пряжек. Б, В. Образование пряжек. Г. Вторичные аскогенные гифы с пряжками ($\times 800$; по Björling K., Phytopath. Z. 18 [1952] 129—156)

вая сумка. При этом оба ядра субапикальной клетки переходят в пряжку, и последняя либо также дает сумку, либо путем одновременных делений по тому же (пряжковому) типу — целые пучки сумок.

Если верхушечные клетки крючков довольно регулярно превращаются в сумки, в случае пряжек такое случается только как исключение.

Дикариотичные гифы многих базидиомицетов (см. с. 269) несут морфологически идентичные пряжки на каждой из своих клеток.

в) *Цепочкой*. Особый тип крючка встречается у некоторых Eurotiales, например *Talaromyces flavus*. На боковых ветвях аскогенных гиф образуются пучки выростов, которые крючковидно загибаются и центростремительно расчлениаются на двуядерные клетки (рис. 108). Те непосредственно преобразуются в сумки, цепочкой располагающиеся друг за другом.

Несколько иначе ведет себя вид *Ceratocystis fagacearum* (Ophiostomatales), вызывающий увядание (вилт) дуба в Северной Америке. Каждая из трех многоядерных базальных клеток оплодотворенного аскогона прорастает цепочкой голых (лишенных стенки), сперва также многоядерных

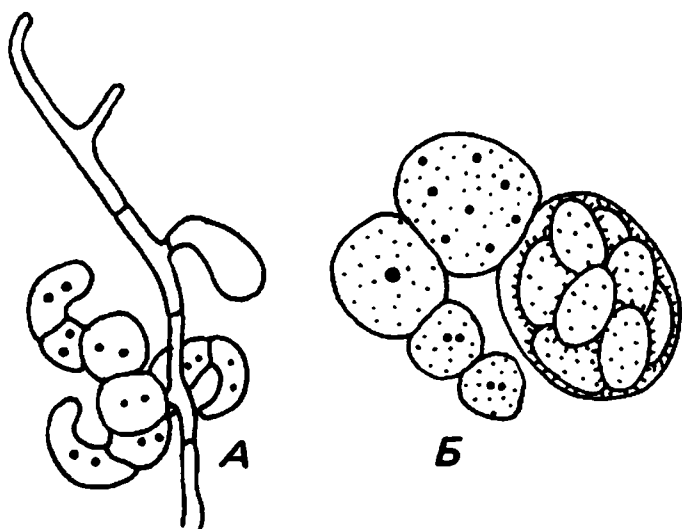


Рис. 108. Образование цепочки сумок у *Talaromyces flavus*. А. Аскогенные гифы с боковыми ответвлениями и началом образования цепочек. Б. Цепочка сумок, одна из которых зрелая ($\times 1000$)

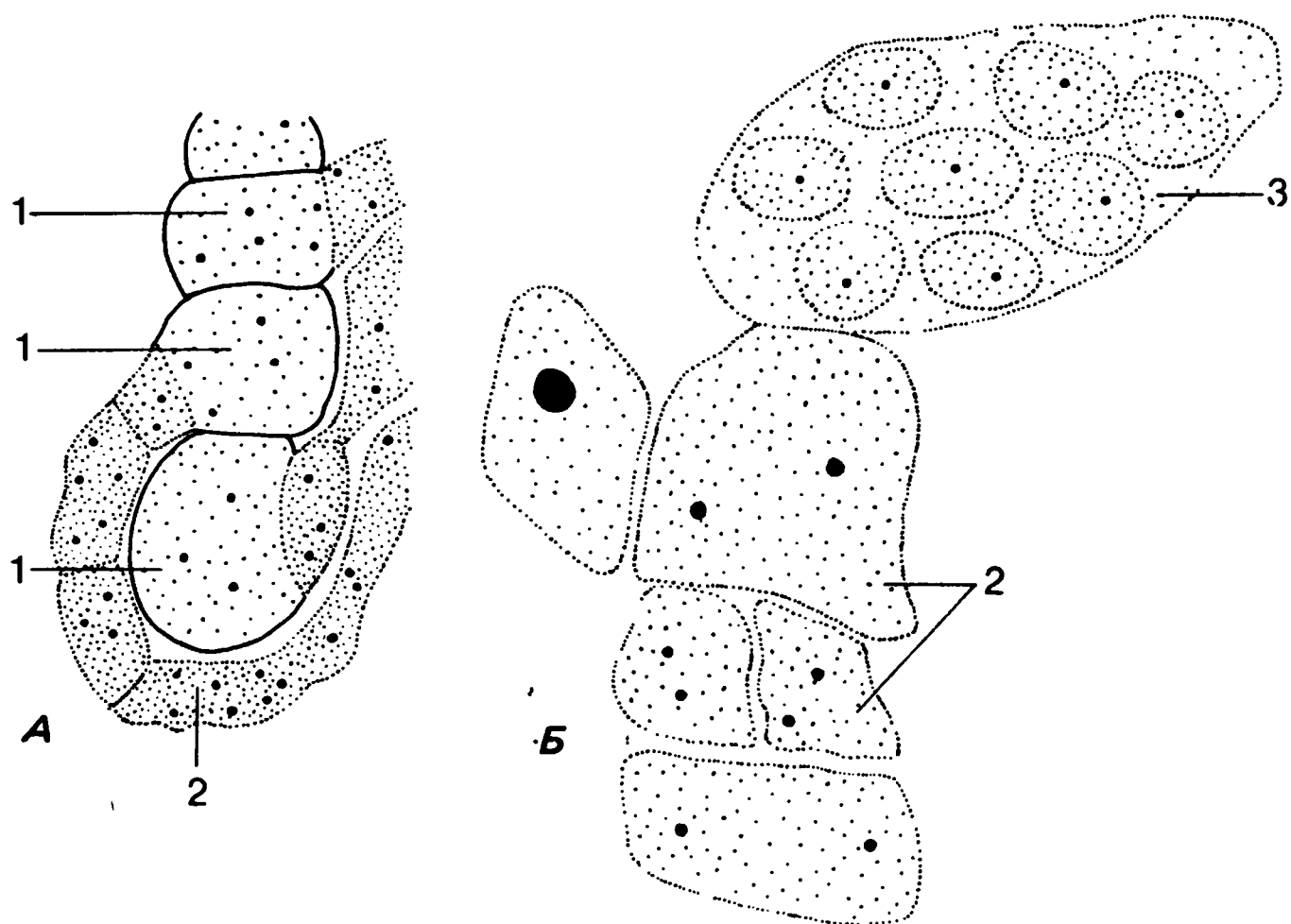


Рис. 109. Образование цепочки сумок у *Ceratocystis fagacearum* (Ophiostomatales). А. Голые аскогенные гифы (2), растущие из трех клеток аскогона (1). Б. Цепочка дикариотичных аскогенных клеток (2), которые, начиная от вершины, превращаются в сумки (3) ($\times 70$; по Wilson C. L., Phytopath. 46 [1956] 625—632)

клеток. В результате их фрагментации возникают расположенные друг за другом двудерные протопласты, которые превращаются в также голые сумки (рис. 109).

Еще один вариант встречается среди Caliciales (см. с. 219). Аскогенные гифы *Chaenotheca trichialis* образуют, как у *Pyronema omphalodes* (см. с. 0231), систему крючков, однако затем клетки преобразуются в сумки (рис. 110).

г) *Почкованием*. Иногда образования крючков не происходит, и сумки развиваются, как у *Thielavia sepedonium* (Eurotiales, см. рис. 111), непос-

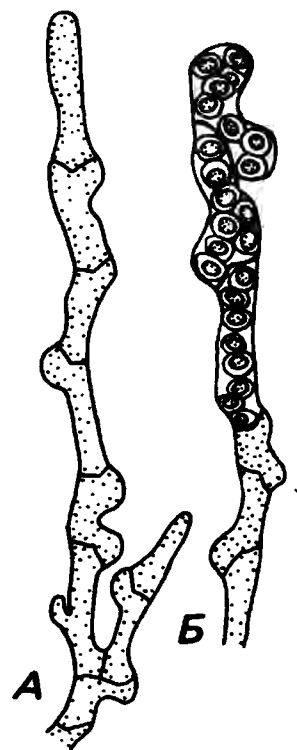


Рис. 110. Образование цепочки сумок у *Chaenotheca trichialis*. А. Система аскогенных гиф с крючками. Б. Превращение клеток в сумки (примерно $\times 600$; по A. Schmidt, Berichte Dtsch. Bot. Ges. Neue Folge 4 [1970] 127—137)

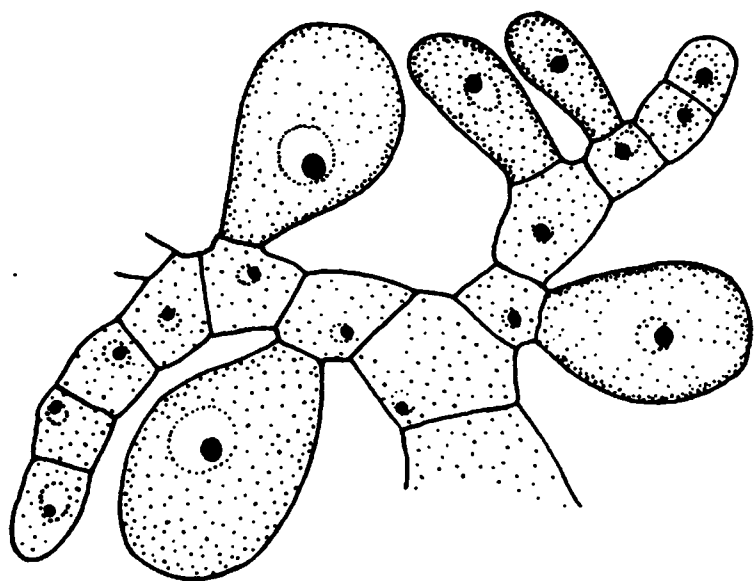


Рис. 111. Образование сумок почкованием у *Thielavia sepedonium* ($\times 800$; по Emmons C. W. Bull Torrey Bot. Cl. 59 [1932] 415—422)

редственно из концевых клеток аскогенных гиф или из их боковых одно-клеточных почек.

3. Типы сумок и их функция. У Ascomycetidae и Laboulbeniomycetidae сумка — место слияния ядер (кариогамии), мейоза и дифференцировки аскоспор (см. с. 225). У многих видов это к тому же приспособление для

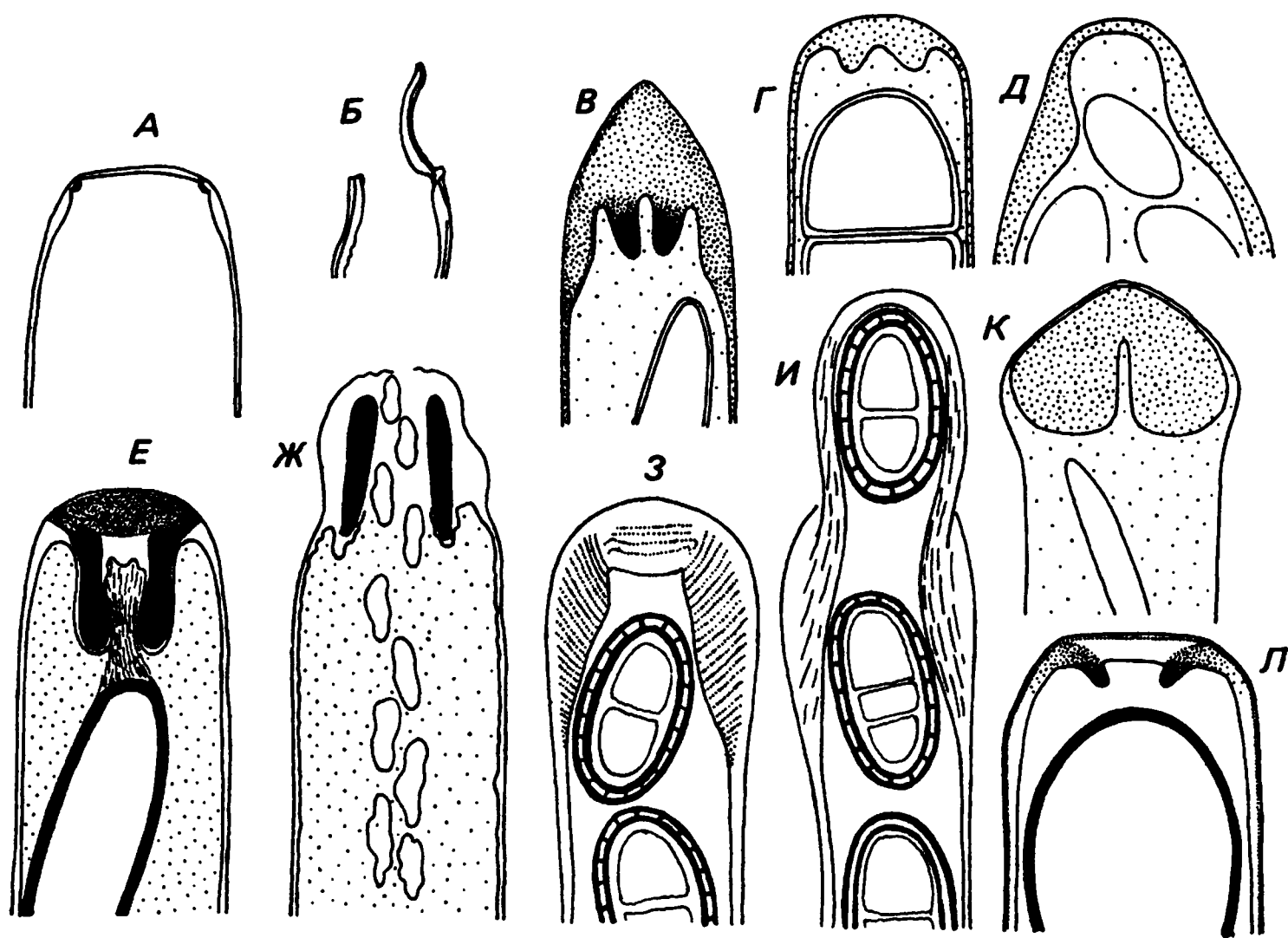


Рис. 112. Формы унитункатных сумок. А, Б. Оперкулятная сумка *Iodophanus carneus* (Pezizales): Б — с открытой крышечкой (operculum). В. *Diaporthe eres* (Diaporthales). Г. *Nectria episphaeria* (Sphaeriales). Д. *Uncinula aceris* (Erysiphales). Е, Ж. *Xylaria longipes* (Sphaeriales): Ж — после высвобождения аскоспор. З, И. *Physcia stellaris* (Lecanorales): И — высвобождение аскоспор. К. *Cordyceps nutans* (Clavicipitales). Л. *Sordaria fimicola* (Sphaeriales) (А, Б: $\times 400$; В — Ж: $\times 2000$; З, И: $\times 1000$; К: $\times 3000$; Л: $\times 2000$; А, Б: по v. Brummelen J., Persoonia 10 [1978] 113—128; В, Г, К, Л: по Brownen Griffiths H., Trans. Brit. Mycol. Soc. 560 [1973] 261—271; Д: по Chadefaud M., C. R. Acad. Sci. Paris 238 [1954] 1445—1447; Е, Ж: по Beckett A., Crawford R. M., New Phytol. 72 [1974] 357—369; З, И: по Honegger R., Lichenologist 10 [1978] 47—67

активного рассеивания последних; в других случаях они высвобождаются пассивно при автолизе стенки сумки. Различные пути высвобождения аскоспор отражаются на строении сумок, которое, наряду с развитием и обликом аском, лежит в основе систематики Ascomycetidae.

а) Униуникатная сумка. «Униуникатными» называются сумки с единственной стенкой из одного слоя или нескольких слоев, которые не могут сдвигаться друг относительно друга. Толщина и строение стенки у вершины сумки различны; здесь бывают приспособления для активного разбрасывания аскоспор.

При **оперкулятном** типе на относительно поздней стадии развития сумки изнутри вокруг ее вершины закладывается бороздка, а примыкающая боковая стенка утолщается (например, у *Iodophanus carneus*, рис. 112, А, Б). За счет увеличения давления в сумке, вызванного усиленным поглощением воды и образованием вакуолей, вершина отделяется по бороздке крышечкой (operculum), и аскоспоры активно выбрасываются наружу (ср. также рис. 112, Д).

У **иноперкулятной** сумки первоначально равномерно тонкая стенка, которая позже в области вершины утолщается и там образует с внутренней стороны кольцевой валик. Он окружает более или менее четко выраженный канал, идущий по продольной оси сумки и чаще всего сперва не достигающий ее поверхности (рис. 112, В, Г, Е, К). При созревании за счет увеличения внутреннего давления ранее компактная «верхушечная подушка» отскакивает от сумки или же вскрывается на вершине путем литического удлинения апикального канала. Механизм отбрасывания исследован пока слабо. Иноперкулятную сумку называют «амилоидной», если кольцевой валик окрашивается раствором Люголя или реактивом Мельцера в голубой — грязно-фиолетового цвет (иодположительная реакция). «**Тип амилоидного кольца**» свойствен разным группам дискомицетов и пиреномицетов, например *Xylaria longipes* (рис. 112, Е, Ж; ср. с. 253). У *X. polymorpha* споры, расположенные в сумке в один ряд, связаны между собой и с внутренней стороной амилоидного кольца волокнистой массой. При созревании апикальный канал открывается за счет лизиса или вершина сумки отбрасывается, увлекая за собой все восемь спор (рис. 112, Ж). Все ли аскомицеты с амилоидным кольцевым валиком высвобождают свои споры таким способом, еще неизвестно.

Иодотрицательный «**тип хитиноидного кольца**» на оптическом срезе в микроскопе выглядит как два расположенные бок о бок тельца, сильно преломляющие свет; часто они окрашиваются анилиновым синим; кроме того, у многих Diaporthales основание сумки рано разрушается путем ослизнения (например, у *Diaporthe eres*; рис. 112, В и рис. 140, см. с. 254). У Clavicipitales этот кольцевой валик очень развит, а вся вершина сумки характерно утолщена (см. например, *Cordyceps militaris*, рис. 112, К и рис. 143 на с. 256).

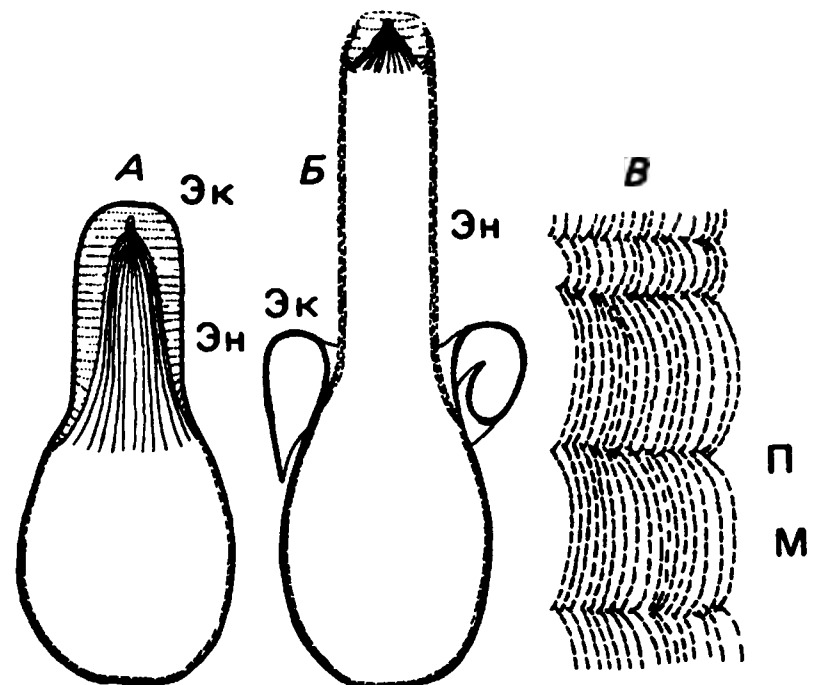
По своему строению от этого типа принципиально не отличаются сумки крупных семейств Sordariaceae (ср. с. 250) и Nurocreaceae (см. с.

251). У обоих (например, *Sordaria fimicola*, рис. 112, Л; *Nectria episphaeria*, рис. 112, Г) хитиноидные кольцевые валики выражены относительно слабо. У Sordariaceae в световом микроскопе часто наблюдается углубление на вершине зрелых сумок, тогда как у многих Hyposcreaseae и Sphaeriaceae кольцевые валики развиты так слабо, что утолщенная стенка над просветом сумки выглядит плоским диском. У лишайниковых грибов сумки также большей частью унитуникатные. У многих из них стенки равномерно утолщены, однако и здесь выражен кольцевой валик. У *Physcia stellaris* (рис. 112, З) последний выглядит как мощные боковые утолщения с внутренней стороны стенки; вся эта привершинная часть при созревании спор выдвигается вверх и прорывается наружу (рис. 112, И). Такой лекарноровый тип сумки широко распространен среди лишайниковых грибов, но не единственный у них. В роде *Teloschistes* и близких к нему ее стенка окружена снаружи слоем амилоидного (т. е. окрашиваемого иодом в синий цвет) материала; внешняя часть ее подушковидного внутреннего слоя также амилоидная с диффузным переходом к хитиноидной части. Эта сумка вскрывается продольной трещиной.

Унитуникатные сумки с равномерно тонкой, рано ослизняющейся стенкой (например, у *Talaromyces flavus* из Eurotiales; рис. 108) не могут активно разбрасывать аскоспоры, поэтому последние сперва заполняют внутреннее пространство плодового тела или собираются в виде мазедия на гимении дискомицетовидных форм. В крайнем случае, например, у *Ceratocystis fagacearum* (Ophiostomatales, см. с. 237), стенки сумок полностью отсутствуют (рис. 109). Сумки с нежной стенкой или вообще без нее называют «прототуникатными». Они типичны для Eurotiales (см. с. 234), Onygenales, (см. с. 236), Ophiostomatales (см. с. 237), Microascales (см. с. 237), Ascosphaerales (см. с. 237), Elaphomycetales (см. с. 242), Meliolales (см. с. 238), Coryneliales (см. с. 238) и Caliciales (см. с. 248), а также встречаются в порядках с преобладанием оперкулятных, иноперкулятных и битуникатных сумок. Они часты у таксонов с подземными или формирующимися в воде аскомами; допустимо ли считать прототуникатную сумку в иных случаях производной, регрессивной формой, еще неясно.

б) *Битуникатная сумка* (рис. 113, А) окружена двумя отдельными друг от друга слоями стенки: экзоаском (экзотуникой) и эндоаском (эндо-туникой). У молодой сумки только одна стенка, соответствующая экзоаску; в ее аморфном матриксе параллельно пограничному слою протопласта лежат микрофибриллы, а максимальная эластичность достигается при созревании аскоспор. Образование эндоаска начинается перед отграничением друг от друга аскоспор. Он развивается на внутренней стороне экзоаска, у основания тонок, но у вершины обычно сильно утолщается и также пронизан параллельными поверхности протопласта микрофибриллами. Последние сгруппированы в более крупные комплексы и на концах несколько изогнуты (рис. 113, В, П), так что в электронном микроскопе с более или менее регулярными интервалами видны линии, перпендикулярные поверхности протопласта. Такое расположение микрофи-

Рис. 113. Схема битуникатной сумки. *А.* Зрелая сумка с экзоаском (Эк) и поперечно-полосатым эндоаском (Эн). *Б.* Сумка непосредственно перед выбрасыванием спор. Экзоаск разорван и образовал воротничок вокруг вытянувшегося эндоаска, у которого исчезла поперечная исчерченность. *В.* Расположение пучков микрофибрилл (М) перед вытягиванием; они загнуты на концах, из-за чего возникают поперечные полосы (П) (*А, Б:* примерно $\times 600$; *В:* $\times 6000$; по Reynolds D. R., *Planta* 98 [1971] 244—257)



брилл обеспечивает значительное растяжение эндоаска зрелой сумки. Если в последней под влиянием базальной вакуоли возрастает внутреннее давление, неэластичный экзоаск (рис. 113, *Б*) рвется у ее вершины и эндоаск выпячивается наружу. Внутреннее давление действует и на аскоспоры, которые выталкиваются через растяжимую верхушечную пору.

В пределах лишайникового рода *Peltigera* и близких к нему таксонов есть тип сумки, объединяющий унитуникатные и битуникатные признаки. Стенки также две, различающиеся положением микрофибрилл. Верхняя, более развитая часть эндоаска выглядит в электронном микроскопе типично исчерченной, т. е. способна к растяжению после разрыва жесткого экзоаска. Наряду с этим его утолщенная верхушечная часть несет направленный в просвет сумки, кольцевой валик, который, как и у *Xylaria longipes* (см. с. 225), амилоидный и при выбрасывании спор выпячивается наружу.

4. Дифференцировка и облик аскоспор. Аскоспоры возникают не путем обычного клеточного деления, а развиваются в ходе процесса, отличного от распада содержимого внутри спорангиев низших грибов (ср. с. 61). После окончания ядерного деления каждое дочернее ядро окружается частью плазменной массы сумки, и все это постепенно созревает в аскоспору. В молодой сумке *Saccobolus kervernii* (Pezizales) можно проследить процессы, связанные с этой дифференцировкой, однако первые фазы ее выяснены еще не полностью. Очевидно, однако, что, когда ядра еще делятся, непосредственно под стенкой сумки формируется первоначально еще открытая сверху и снизу цилиндрическая двойная мембрана. Примерно одновременно с третьим (митотическим) ядерным делением этот цилиндр превращается в почти полностью замкнутый мешок, заключающий в себе все восемь ядер. За счет впячиваний его стенки каждое ядро вместе с некоторой частью плазмы окружается двойной мембраной; она становится плазмалеммой аскоспор, снаружи от которой в межмембранном просвете формируется их стенка (рис. 114).

Во время созревания аскоспоры в сумке приобретают видоспецифичный облик. Они могут остаться одноядерными, или же их (гаплоидные)

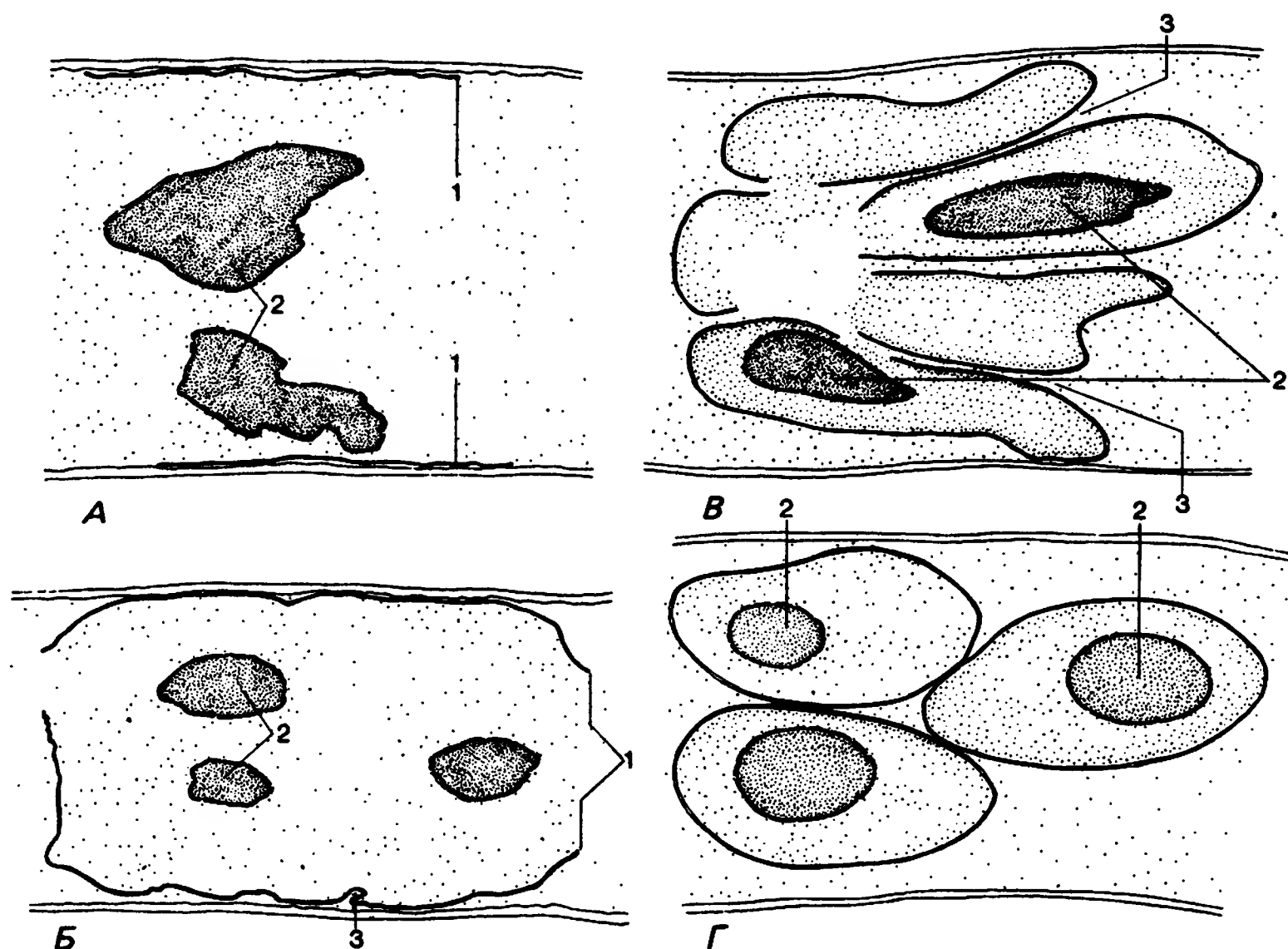


Рис. 114. Развитие аскоспор у *Saccobolus kervernii* (Pezizales) *А.* Вдоль стенки сумки откладывается сначала прерывистая двойная мембрана. *Б.* Двойная мембрана (1) постепенно окружает область вокруг мейотически делящихся ядер (2) и местами образует впячивания (3). *В.* Эти впячивания (3) окружают отдельные ядра сумки после третьего (митотического) их деления. *Г.* Полностью окруженные двойной мембраной (1) молодые аскоспоры с одним клеточным ядром (2) каждая ($\times 3500$; схематизировано по снимкам из Carroll G. C., J. Cell Biol. 33 [1967] 218—224)

ядра еще один или несколько раз делятся. Увеличение числа ядер может вести к подразделению (септированию) спор на несколько клеток. Аско-споры чрезвычайно разнообразны по форме, размеру, септированности и окраске, однако в пределах вида варьируют сравнительно слабо, оставаясь, например, бесцветными или сохраняя определенный цвет (чаще всего в их стенке откладывается меланин, иногда окрашены и протопласты). Стенки бывают снабжены проростковыми порами или трещинами, окружены слизистым чехлом, иногда несут слизистые придатки или скульптуру (орнаментацию). Плазма, остающаяся в сумке вне спор, иногда откалывается поверх их стенки как экзоспорий. Однако часть ее сохраняется и может содействовать выбрасыванию аскоспор путем регулирования осмотического давления.

Обычно возникает восемь спор на сумку. Число их сокращается максимум до четырех, если не происходит постмейотического митоза. Истинная многоспоровость возникает в результате нескольких таких митозов. Часто ядра распределяются по аскоспорам неравномерно, за счет чего число аскоспор на сумку, а также ядер на спору становится случайным.

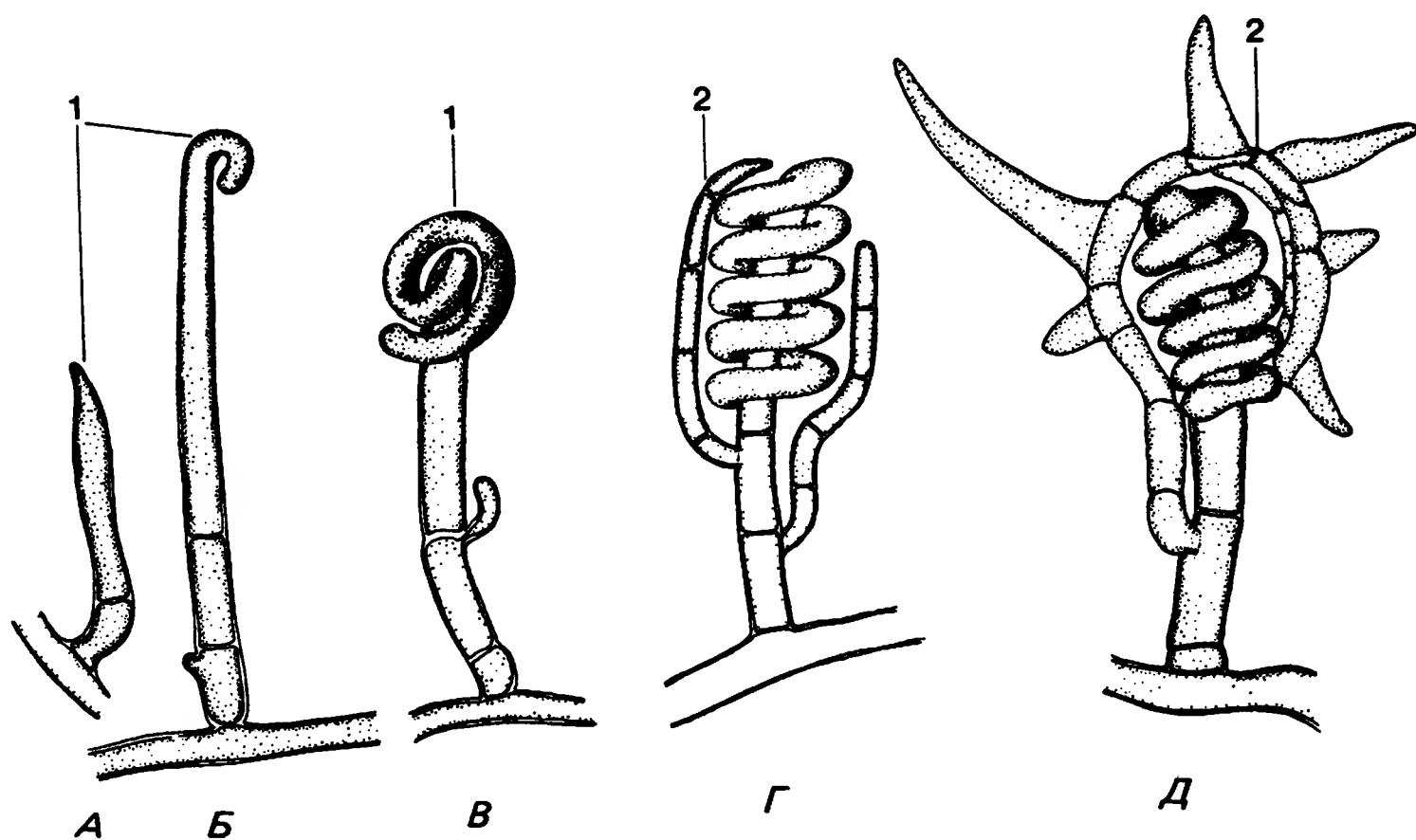


Рис. 115. Образование плодового тела у *Chaetomium uniporum* (Sphaeriales). А — В. Образование аскогона (1), который на конце загибается и спирально закручивается вокруг своей базальной части. Г. Начало образования покровных гиф (2) из базальных клеток аскогона. Д. Окруженная покровными гифами спираль аскогона; начало образования характерных для данного вида волосовидных придатков ($\times 1000$; по Aue R., Müller E., Ber. Schweiz. Bot. Ges. 77 [1967] 187—207)

Иногда споры прорастают внутри сумки почкующимися клетками или образуют конидии (ложная многоспоровость). Имитировать многоспоровость может и фрагментация многоклеточных аскоспор внутри сумки.

5. Развитие плодовых тел. У аскомицетид сумки развиваются внутри окруженных стенкой полостей (плодовых тел, аском) и очень редко в лишенных стенки скоплениях. Развитие, форма плодовых тел и их скоплений важны для систематического деления подкласса. Продемонстрируем эту изменчивость некоторыми примерами.

У *Chaetomium uniporum* (Sphaeriales, ср. с. 251) как боковая ветвь гифы образуется более интенсивно окрашивающийся аскогон. Вершина его винтообразно закручивается вокруг базальной части, а ножка разделяется на несколько клеток, из которых вбок вырастают гифы, окружающие спиральную часть и при этом обильно ветвящиеся. Постепенно весь аскогон покрывается оболочкой (будущий перидий, т. е. стенка плодового тела), из которой уже вскоре дифференцируются характерные для вида волоски (рис. 115). При дальнейшем росте зачатка плодового тела аскогон остается у его основания; здесь развиваются аскогенные гифы, а из них сумки, пучком врастающие в полость, формирующуюся за счет гистолиза. Таким же способом в вершине плодового тела возникает ведущий наружу канал, через который позже выдавливаются зрелые аскоспоры (рис. 116).

У *Nectria haematococca* (Sphaeriales, рис. 117) образование аском также начинается с закручивающейся боковой гифы (рис. 117, А) — будущего

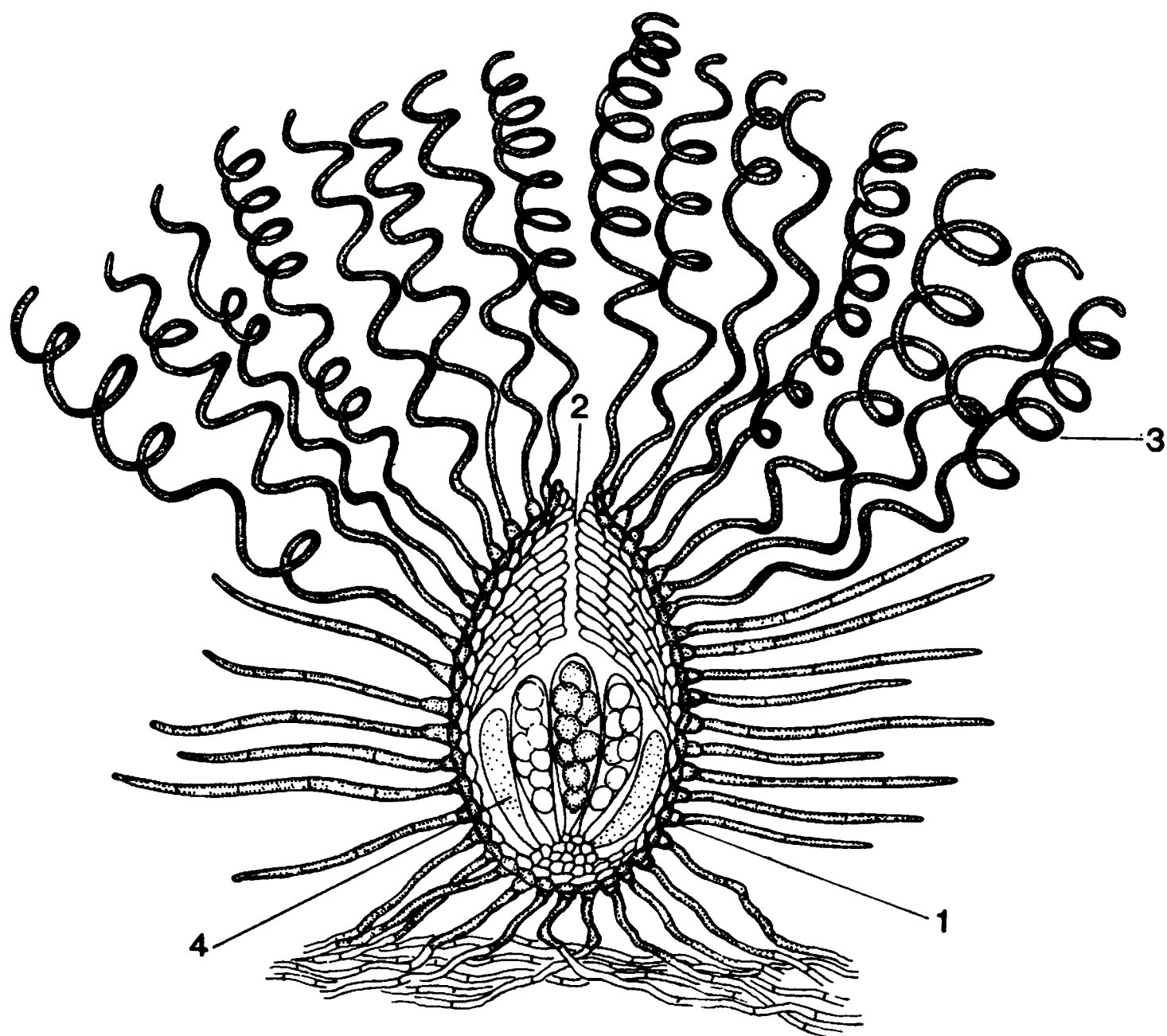


Рис. 116. *Chaetomium uniporum*, зрелое плодовое тело: 1 — стенка (перидий); 2 — выводное отверстие; 3 — волоски; 4 — плодущий слой с сумками ($\times 240$; по Aue, Müller)

многоклеточного и многоядерного аскогона, который вскоре окружается псевдопаренхимным чехлом (рис. 117, Б). Во время дальнейшего развития эта оболочка дифференцируется на наружную кору (будущую стенку) и центр. В меристематической верхней части последнего развиваются направленные вниз апикальные парафизы, а в основании из оплодотворенного аскогона — аскогенные гифы (рис. 117, В). Пока первые прорастают через центр, вторые распространяются по всему его основанию (рис. 117, Г) и позже образуют сумки, врастающие в слой постепенно исчезающих апикальных парафиз и вместе с ними формирующие гимений (рис. 117, Д); одновременно в вершине образуется ведущее наружу отверстие (остиола).

У *Leptosphaerulina australis* (Dothideales, рис. 118) образование плодового тела начинается не с появления половых органов. Сперва одна из гифальных клеток (примордиальная) вздувается и делится во всех направлениях. Возникающая за счет этого ткань приобретает клубневидную форму и вскоре дифференцируется на темный наружный слой (будущий перидий) и более светлую внутреннюю часть с нежными клеточными стенка-

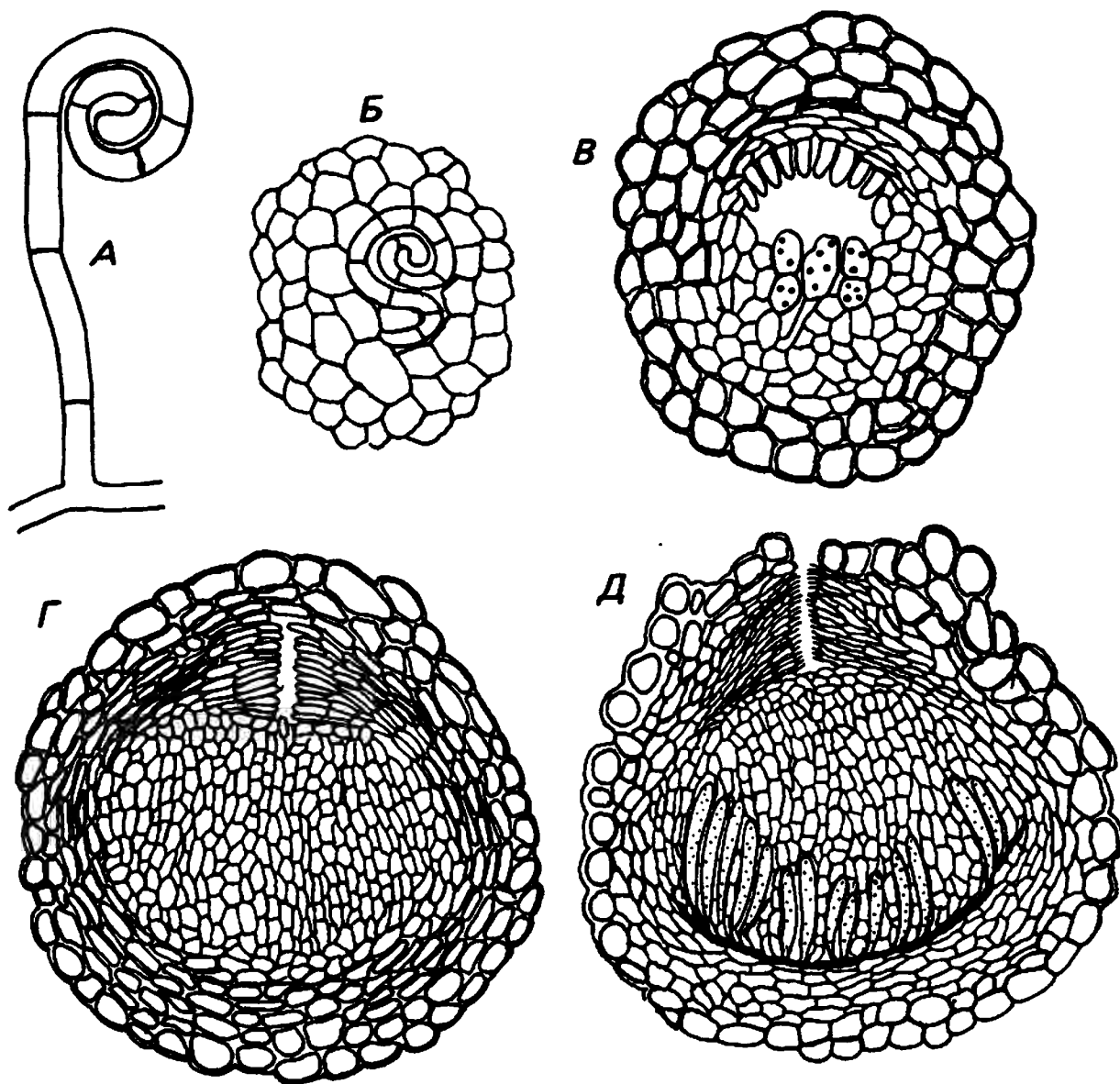


Рис. 117. Развитие аскомы *Nectria haematococca*. А. Закрученный аскогон, образовавшийся из боковой гифы. Б. Многоклеточный аскогон, окруженный псевдопаренхимой. В. Молодая аскома с дифференцированными центром, стенкой и молодыми апикальными парафизами. Г. Аскома с заполненным центром и началом образования выводного отверстия; Д. Почти зрелая аскома с гимением (А: $\times 1000$; Б, В: $\times 500$; Г, Д: $\times 200$; по Hanlin R. T., Amer. J. Bot. 58 [1971] 105—116)

ми. В этом примордии плодового тела развиваются гаметангии, которые выглядят как сильнее окрашивающиеся одноядерные клетки. После плазмогамии образуются аскогенные гифы и позже сумки. Они врастают в окружающую гиалиновую ткань, которая разрушается по мере их роста или оттесняется ими.

6. Высвобождение спор. Аскоспоры служат для распространения. Чтобы рассеяться в пространстве, они должны освободиться от двух оболочек — сумки и аскомы. В случае сумки речь идет либо о пассивном выходе за счет разрушения ее стенки, либо об активном выбрасывании за счет особых приспособлений (ср. с. 222, с. 224 и далее).

У аском также есть особые приспособления для высвобождения спор. У полностью закрытого плодового тела (клеистотеция) при росте внутреннего давления (например, за счет поглощения питательных веществ или воды) разрывается перидий, и споры выдавливаются наружу; у *Cephalotheca savoryi* (Eurotiales) это происходит вдоль предварительно закладываемых «линий растрескивания» (рис. 119). Перитециями (например, рис. 135, см. с. 249) называют аскомы с особыми выводными отверстия-

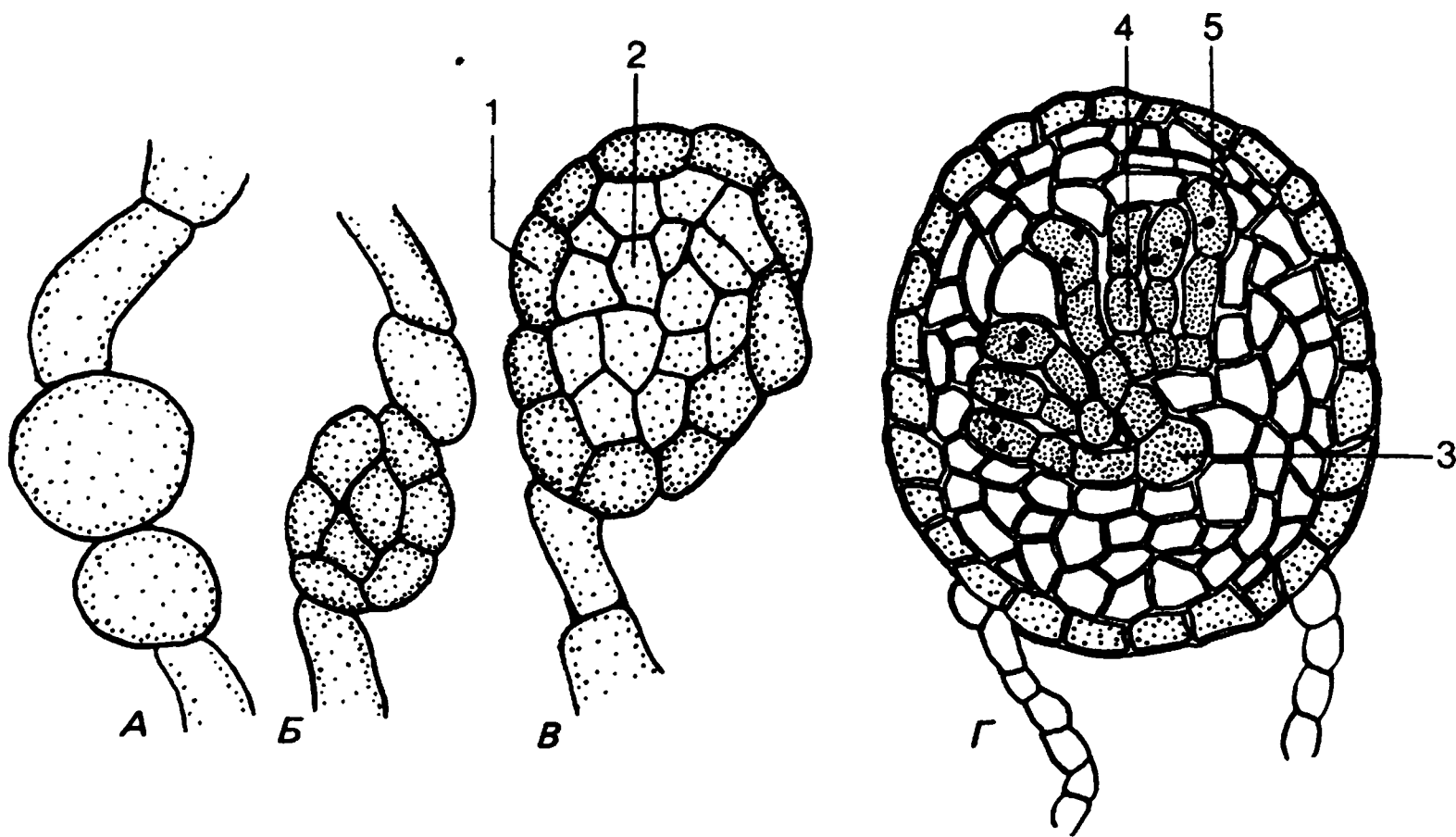


Рис. 118. *Leptosphaerulina australis*, развитие плодового тела. А. Вздутие гифальной клетки. Б. Ее деление по всем направлениям. В. Дальнейшие деления и дифференцировка на перидий с толстостенными клетками (1) и на тонкостенные внутренние клетки (2). Г. Развитие аскогонов (3), аскогенных гиф (4) и сумок (5) почкованием ($\times 800$; по Müller E., Ber. Schweiz. Bot. Ges. 61 [1951] 165—174)

ми (остиолами). Через каналы (поры) в последних выталкиваются наружу скапливающиеся в полости плодового тела аскоспоры, часто соединенные друг с другом в слизистые нити — цирры, или же в отверстие входят или выдвигаются через него активно выбрасывающие их сумки. Некоторые плодовые тела (апотеции) выглядят как миски или тарелки; их спороносный слой (гимений) обнажается уже во время развития, и сумки могут беспрепятственно разбрасывать свои аскоспоры (например, рис. 131).

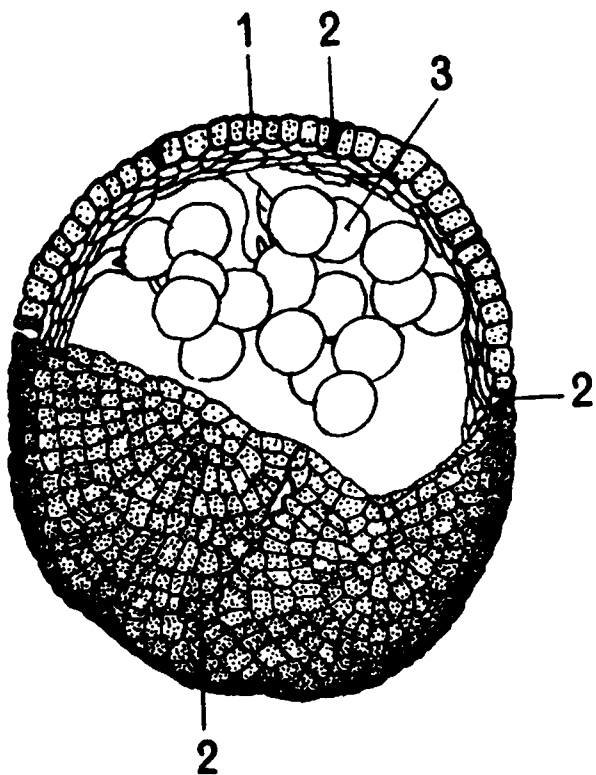


Рис. 119. *Cephalotheca savoryi* (Eurotiales). Клейстотеций с перидием (1), который растрескивается (2) на пластины. Плодовое тело показано в разрезе, что позволяет разглядеть плодущий слой с сумками (3) ($\times 300$; по Booth C., Mycol. Papers 83 [1961] 1—15)

Аскомицеты с перитециями называют пиреномицетами, с апотециями — дискомицетами. Эти понятия удобны для обозначения формы плодового тела, но ничего не говорят о родственных связях.

7. Комплексы аском. Аскомы развиваются либо поодиночке, индивидуально, либо группами (иногда сложными) вместе с окружающей их грибной тканью. В простейшем случае последняя накрывает плодовое тело простой коркой (клипеусом), или же оно сидит на компактной базальной строме или гифальном сплетении (субикулуме, например, рис. 145, с. 259). Иногда аскомы располагаются по кругу, образуя так называемые вальсоидные группы (например, рис. 140, с. 253), причем их выводные отверстия открываются вместе в центре, иногда развиваются внутри компактных корковых, клубневидных или прямостоячих стром (рис. 139, 141, 143). Если последние целиком состоят из грибной ткани, говорят о настоящих стромах, если же в их состав включена и ткань хозяина (рис. 138, с. 252) — о псевдостромах.

Б. Анаморфы

Многие, хотя далеко не все, аскомицеты, включают в свой жизненный цикл бесполое спороношение. Особенности морфологии и развития этих анаморф и прочих «несовершенных грибов», известных только такими спороношениями, представлены в гл. «Дейтеромицеты» (см. 296). Как правило, принадлежность определенных анаморфы и телеоморфы к одному виду можно установить только с помощью опытов в культуре, поэтому чистые культуры аскомицетов важны и для таксономии. Чем лучше изучены взаимосвязи полового и бесполого спороношений, тем легче выявить здесь закономерности, помогающие разграничивать таксоны и способствующие построению улучшенных систем грибов. Обзор известных взаимосвязей телеоморф и анаморф опубликован, например, Кендриком и др. (Kendrick et al., 1979) и Тубаки (Tubaki, 1981).

В. Систематика

Ascomycetidae по развитию и облику аском (см. с. 227 и далее), строению и расположению сумок (см. с. 222 и далее), биологии и особенностям анаморф подразделяют на достаточно большое число порядков. Из них некоторые, например Meliolales, Erysiphales, Cyttariales и Coryneliales, благодаря единообразной биологии и во многом совпадающим спороношениям своих представителей хорошо охарактеризованы, обособлены от других таксонов; другие гетерогенны и разграничены нечетко. Сопоставление рассматриваемых порядков (табл. 28) основано лишь на наиболее бросающихся в глаза признаках и ни в коем случае не учитывает родственных взаимосвязей; подразделение на плектомицеты (преимущественно с клейстотециями), пиреномицеты (с перитециями), дискомицеты (с апотециями) и локулоаскомицеты может только облегчить сравнение

Таблица 28. Порядки Ascomycetidae

Порядки	Сумки		Плодовое тело		Образ жизни
	Тип строения	Расположение	Тип строения	Расположение	
Eurotiales, Onygenales, Microascales, Ophiostomatales Ascosphaerales Elaphomycetales	Прототунникатный	Беспорядочное	Клейстотегий	Поодиночке	Сапротрофы, паразиты растений и животных
	—»—	—»—	—»—	—»—	Паразиты насекомых
	—»—	—»—	—»—	—»—	Облигатные микоризообразователи
Reiziales Cytariales Leotiales Phacidiales Lecanorales Ostropales Graphidales Gyalectales Caliciales	Унитунникатный-оперкулятнй	Гимений	Апотеций	—»—	Сапротрофы, иногда паразиты растений
	Иноперкулятнй /оперкулятнй	—»—	—»—	В мясистых стромах	Паразиты растений, только на <i>Nothofagus</i>
	Унитунникатный-иноперкулятнй	—»—	—»—	Поодиночке, изредка в стромах	Сапротрофы, паразиты растений
	Иноперкулятнй	—»—	Апотециевидное	Поодиночке или в стромах	Паразиты растений или сапротрофы
	—»—	—»—	Апотеций	Поодиночке	Лихенизированные
	—»—	—»—	Апотеций/перитеций	—»—	Лихенизированные или сапротрофы
	—»—	—»—	Апотеций	—»—	Лихенизированные
	—»—	—»—	—»—	—»—	Лихенизированные
	Прототунникатный /унитунникатный	Гимений, иногда с мазедием	—»—	—»—	Лихенизированные или сапротрофы

«ПЛЕКТОМИЦЕТЫ»

«ДИСКОМИЦЕТЫ»

Порядки	Сумки		Плодовое тело		Образ жизни
	Тип строения	Расположение	Тип строения	Расположение	
Erysiphales	Унитунникатный, похож на оперкулятный	Немногочисленные сумки в гимении	Клейстотетций	—»—	Облигатные эктопаразиты растений
Coryneliales	Прототунникатный	Гимений, сумки на разной высоте	Перитеций	Поодиночке или в дерновинках	Облигатные эктопаразиты растений, преимущественно подокарпа
Meliolales	—»—	Гимений	Клейстотетций, перитеций	Поодиночке	Облигатные эктопаразиты растений
Sphaeriales	Унитунникатный-иноперкулятный	—»—	Перитеций	Поодиночке или в стромах	Сапротрофы, паразиты растений и животных
Diaporthales	Иноперкулятный	Гимений, сумки часто свободные	—»—	—»—	Сапротрофы, паразиты растений
Clavicipitales	—»—	Гимений	—»—	—»—	Паразиты растений, животных и грибов
Dothideales	Битунникатный	Гимений или сумки поодиночке	Перитецие- или апотециевидное	—»—	Сапротрофы, паразиты растений, лишенизированных формы

«Пиреномицеты»

«Локуласкомицеты»

с традиционными системами. Наиболее достоверные связи между порядками обсуждаются в тексте.

Eurotiales. *Talaromyces helicus* — почвенный сапробионт. В чистой культуре возникает сперва анаморфа типа *Penicillium*. Из вегетативного мицелия растут прямостоячие конидиеносцы, сверху мутовчато разветвленные на кисточки — метулы (рис. 122, А). Те несут на своих вершинах по несколько фиалид (конидиогенных клеток, см. с. 64), каждая из которых образует цепочку из многочисленных шаровидных конидий.

Половое спороношение начинается с образования сперва удлинненно-булавовидного, червеобразного, позже винтообразно закрученного

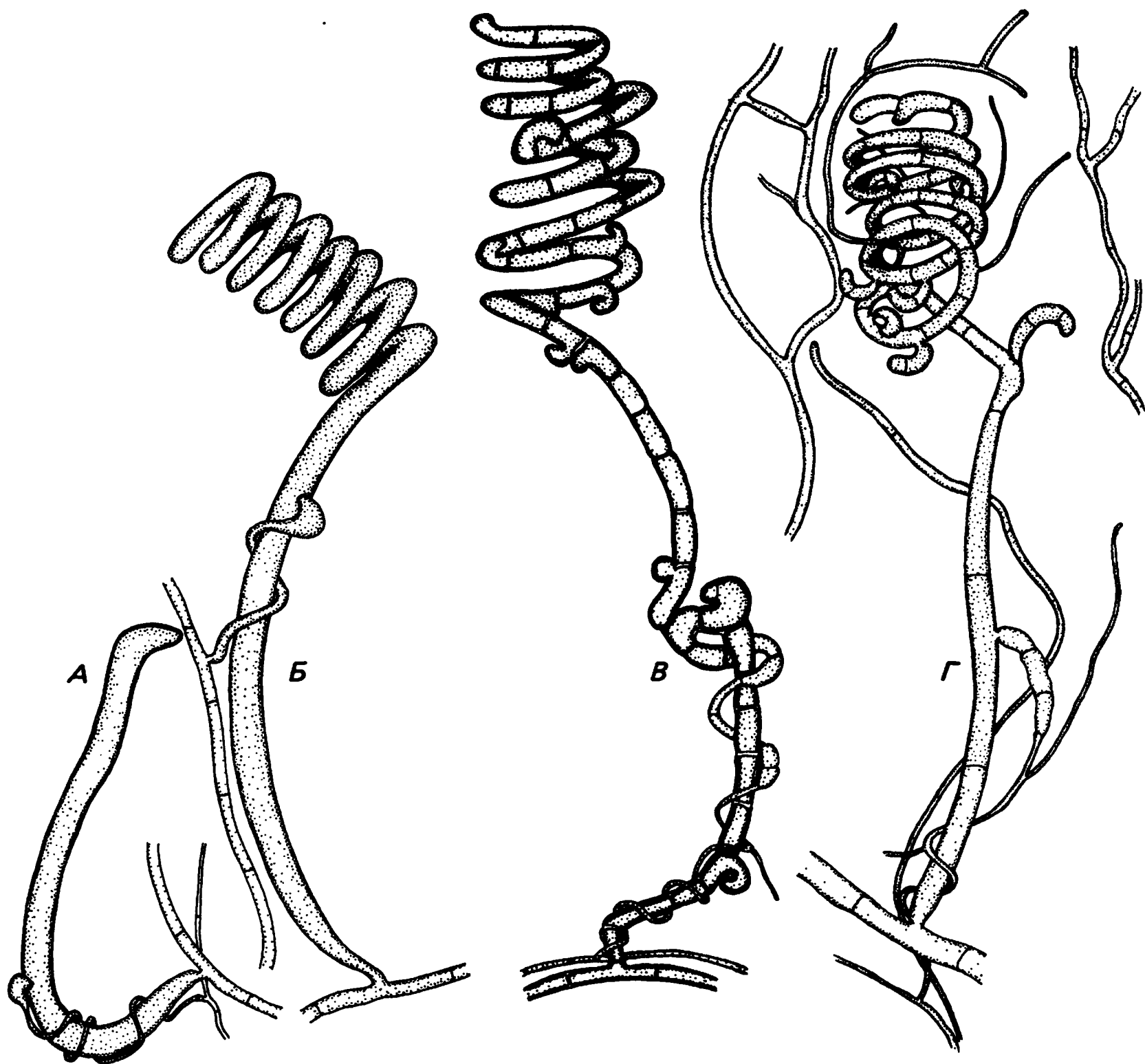
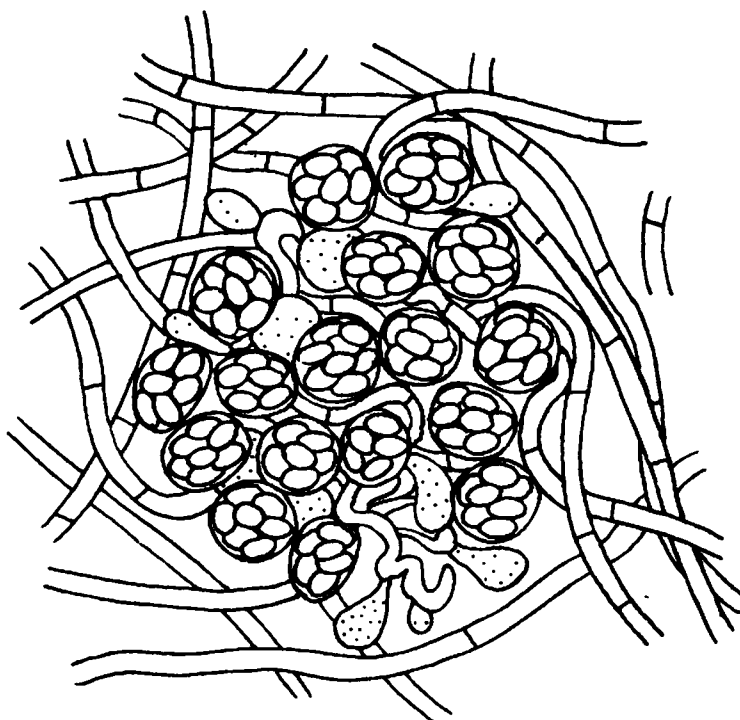


Рис. 120. *Talaromyces helicus* (Eurotiales). Стадии оплодотворения. А. Молодой аскогон (женский половой орган), обвитый спиральным антеридием (мужским половым органом). Б. Одноклеточный аскогон с апикальной спиральной структурой во время оплодотворения (переход ядер) вздутым на вершине антеридием. В. Аскогон, разделившийся на многочисленные дикариотные клетки. Г. Аскогон с аскогенными дикариотными (часто загнутыми) гифами в начале образования перидия ($\times 1000$)

Рис. 121. *Byssochlamys nivea* (Eurotiales):
скопление сумок ($\times 700$)



в верхней части аскогона, который также по спирали обвивается тонкой гифой — антеридием (рис. 120). После оплодотворения, т. е. перехода ядер из антеридия в аскогон, последний окружается многочисленными гифами и развивается в округлое, замкнутое со всех сторон плодовое тело, внутри которого цепочками (см. с. 220) развиваются многочисленные сумки. Эллипсоидные, шиповатые аскоспоры выходят наружу после разрушения сумок и распада перидия (оболочки плодового тела).

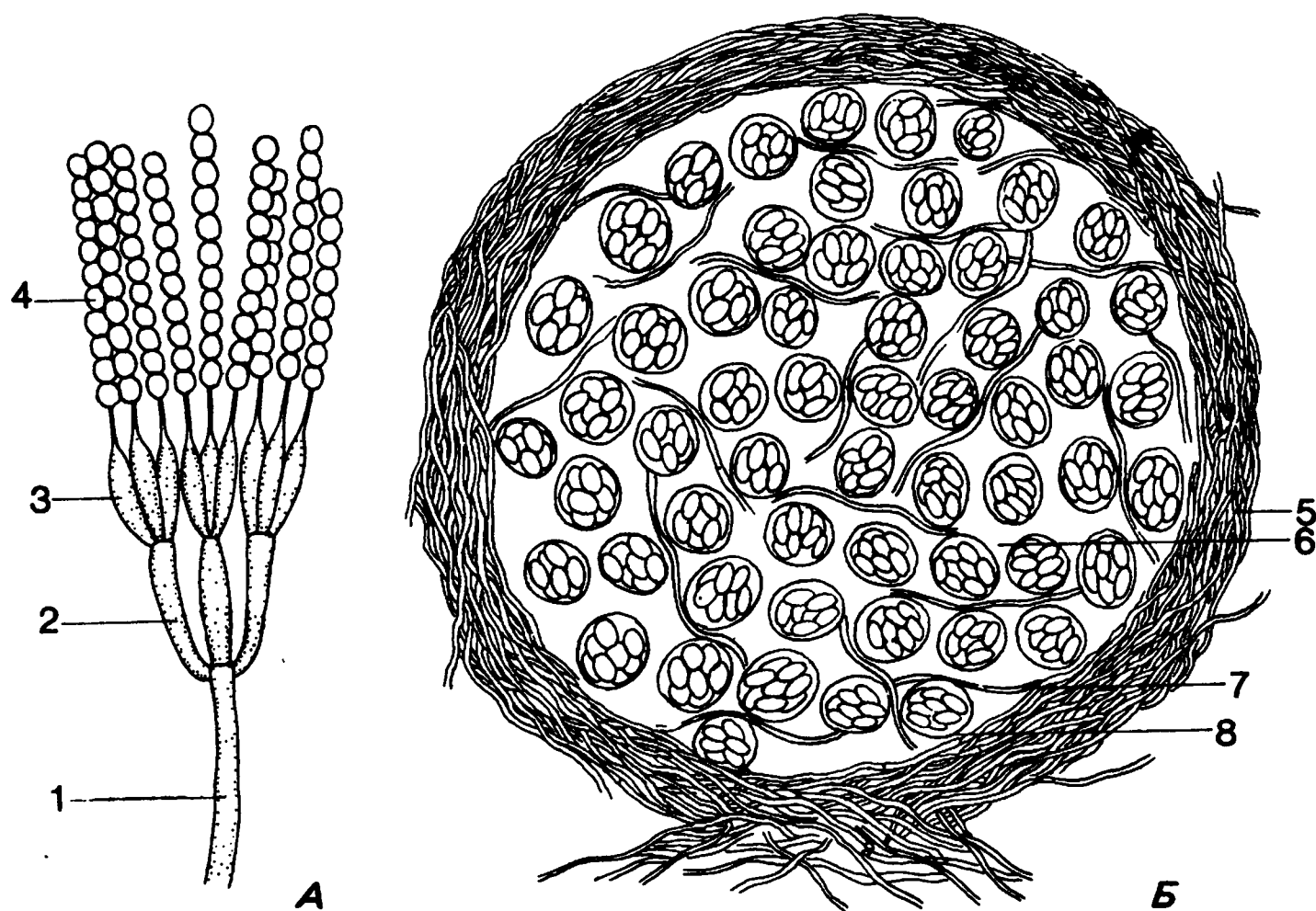


Рис. 122. *Talaromyces helicus*. А. Конидиальная форма (*Penicillium*) с конидиеносцем (1), мутовкой метул (2), вторичной мутовкой фиалид (3) и цепочками конидий (4). Б. Клейстотеций телеоморфы с перидием из плотно переплетенных гиф (5); вся плодущая полость (6) заполнена аскогенными гифами (7) и образующимися из них сумками (8) ($\times 500$)

У многих Eurotiales в большом количестве образуются конидии; часто у таких грибов половое развитие вообще не наблюдается. Только бесполом путем размножаются, например, многочисленные виды *Aspergillus* (ср. Raper, Fennell, 1965; рис. 181, с. 301) и *Penicillium* (рис. 180, с. 300, Raper, Thom, 1949; Pitt, 1979), которые должны быть отнесены к Fungi imperfecti (см. с. 296 и далее). К этому же порядку относится множество других анаморф, включаемых в группу Hyphomycetes (см. с. 300), в том числе из семейства Stilbaceae (см. с. 304).

Телеоморфы Eurotiales весьма разнообразны. *Byssochlamys nivea* (анаморфа *Paecilomyces* похожа на *Penicillium*), половое развитие которого представлено на рис. 61 (см. с. 113), образует только рассеянные по мицелию скопления сумок без окружающей их стенки (рис. 121). У других видов, например *Talaromyces helicus* (рис. 122) или *Cephalotheca savoryi* (рис. 119), аскомы с твердыми, замкнутыми стенками (клеистотеции).

Некоторые важные роды этого порядка приведены в табл. 29.

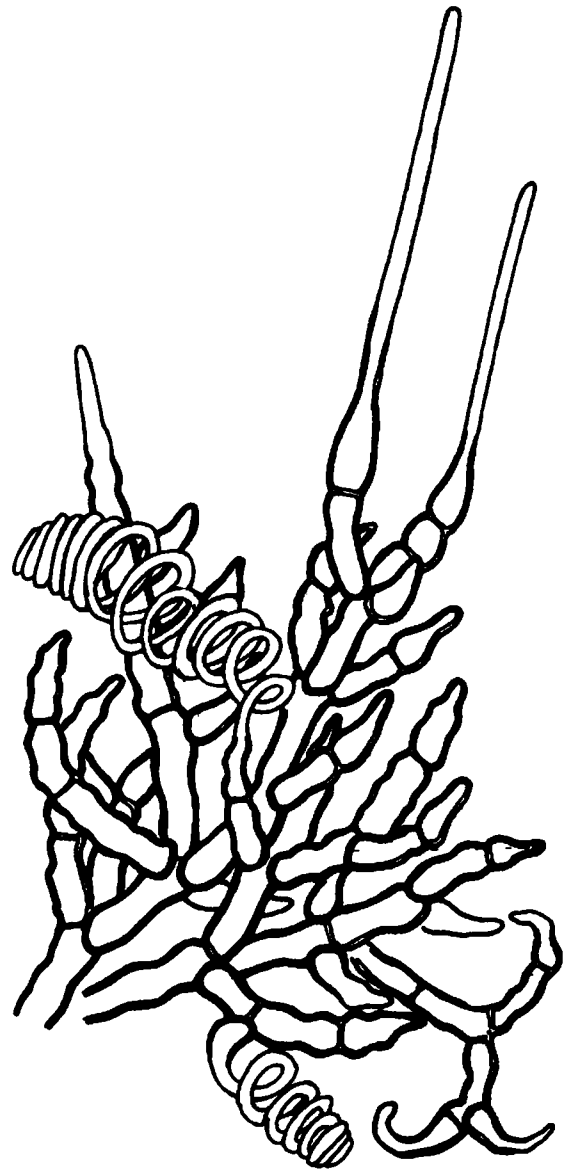
Onygenales. Ряд семейств, ранее относимых к Eurotiales, в настоящее время выделен в самостоятельные порядки. К ним относятся разлагающие кератин Gymnoascaceae вместе с заселяющими кости и роговидные субстраты Onygenaceae. Анаморфы здесь не фиалидные, как у Eurotiales, а голобласто- или таллоконидиальные (ср. с. 62 и далее).

Аскомы Gymnoascaceae окружены перидием из рыхло переплетенных гиф, видо- и родоспецифичная архитектоника которых весьма разнообра-

Таблица 29. Важные роды Eurotiales и Onygenales

Телеоморфа	Анаморфа	Значение, примечания
Eurotiales, Eurotiaceae:		
<i>Talaromyces</i> <i>Eupenicillium</i>	} <i>Penicillium</i>	Пенициллин, гризеофульвин и др. антибиотики; микотоксины; реакции разложения (ферментативная активность, например, в пищевых продуктах) (с. 134, 140 и 146)
<i>Byssochlamys</i>		
<i>Emericella</i> <i>Neosartorya</i> <i>Emericellopsis</i>	} <i>Aspergillus</i> <i>Acremonium</i> (<i>Cephalosporium</i>)	Порча пищевых продуктов, например фруктовых соков Аналогично <i>Penicillium</i> Антибиотики и т. д.
Onygenales, Gymnoascaceae:		
<i>Anixiopsis</i> (<i>Keratinophyton</i>)	<i>Chrysosporium</i>	Разложение целлюлозы, кератина и т. д., возбудители дерматофитий (с. 148)
<i>Arthroderma</i> <i>Nannizzia</i>	<i>Chrysosporium</i> <i>Microsporon</i> <i>Trichophyton</i> (<i>Keratinomyces</i>)	
<i>Emmonsiiella</i> <i>Ajellomyces</i>	<i>Histoplasma</i> <i>Zymonema</i>	Возбудители глубоких микозов (с. 148)

Рис. 123. Разрез перидия аскомы *Nannizzia gypsea* с прямыми и спиральными гифами-придатками ($\times 400$; по Stockdale P. M., Sabouraudia 1 [1961] 41—48)



зна благодаря наличию у гиф мостиков (анастомозов), разветвлений, придатков типа щетинок, волосков, спиралей или крючков. Сумки (обычно крошечные) или высвободившиеся после разрушения их стенки аско-споры через прорывы в перидии попадают наружу. Анаморфы относятся, например, к родам *Thrichophyton*, *Microsporum* и *Epidermophyton* (см. с. 302). У *Nannizzia gypsea* с мутовчато разветвленными гифами перидия анаморфа *Microsporum gypseum* (рис. 123). Как и другие Gymnoascaceae, этот гриб заселяет кожу животных и человека (дерматофит). Среди Gymnoascaceae есть и возбудители глубоких микозов (см. с. 148), например *Emmonsia*.

Также похожие на Eurotiales Microascaceae (**Microascales**) и Ophiostomataceae (**Ophiostomatales**) считаются сейчас самостоятельными порядками. К последнему относятся *Ceratocystis ulmi* и *C. fagacearum* — экономически важные возбудители голландской болезни вяза (Европа, Северная Америка) и вилта (увядания) дуба (Северная Америка) соответственно. Анаморфы обоих видов образуют внутри фиалид бесцветные цилиндрические конидии (рис. 45, см. с. 69), тогда как *Ophiostoma stenoceras* (анаморфа: *Sporothrix schenckii*) — возбудитель споротрихоза (ср. табл. 19, с. 148 и далее) — образует голобластические конидии.

Очень просто устроены аскомы у **Ascosphaerales**, особенно у видов *Ascosphaera* — паразитов пчел, вызывающих их болезнь, называемую известковой деткой. Процессы оплодотворения протекают весьма примечательно. Трихогина аскогона копулирует с гифами (дейтерогами); после плазмогамии внутри нее к аскогону растет голый (лишенный стенки) дикариотичный протопласт, ветвится внутри его увеличивающейся клетки и образует сумки, которые быстро разрушаются. Сам аскогон, таким образом, превращается в клейстотеций. При созревании аскоспор его стенка разрывается и высвобождает собранные в один комок аскоспоры.

Meliolales. Этот порядок охватывает большое число эпифитных листовых паразитов, которых до сих пор не удалось культивировать в лаборатории. Основная область их распространения — тропики; в Центральной Европе они представлены единственным паразитом вересковых (например, брусники) *Meliola niessleana*. Meliolaceae (рис. 124) обрастают хозяев мицелием из толстых бурых гиф с двуклеточными гифоподиями (рис. 20, см. с. 51); из его концевых клеток образуются тонкие гифы, которые, внедряясь в расположенные под ними эпидермальные клетки хозяина, развивают там лопастные гаустории и за счет этого обеспечивают питанием весь таллом. Замкнутые или снабженные выводным отверстием шаровидные плодовые тела, сидящие на экстраматрикальном мицелии, содержат немного крупных булавовидных, рано ослизняющихся, чаще всего двуспоровых сумок с характерными многоклеточными бурыми аскоспорами.

Coryneliales. Аскомы *Corynelia tropica*, созревающие обычно крупными группами на живых листьях хвойных деревьев рода *Podocarpus*, бутылевидные, толсто- и темностенные, вытянутые на вершине в толстый носик, прободенный широким выводным каналом. Внутри них развиваются сумки на ножках, растущих вплоть до созревания спор. Стенка сумки повсюду одной толщины, при созревании спор разрушается, причем одноклеточные толстостенные буроватые аскоспоры выталкиваются наружу напиряющими снизу новыми сумками.

Из примерно 50 видов этого порядка треть растет на подокарпах, прочие — на листьях и плодах двудольных деревьев или как паразиты на аскомах других аскомицетов, например Cyttariales. Как и у последних

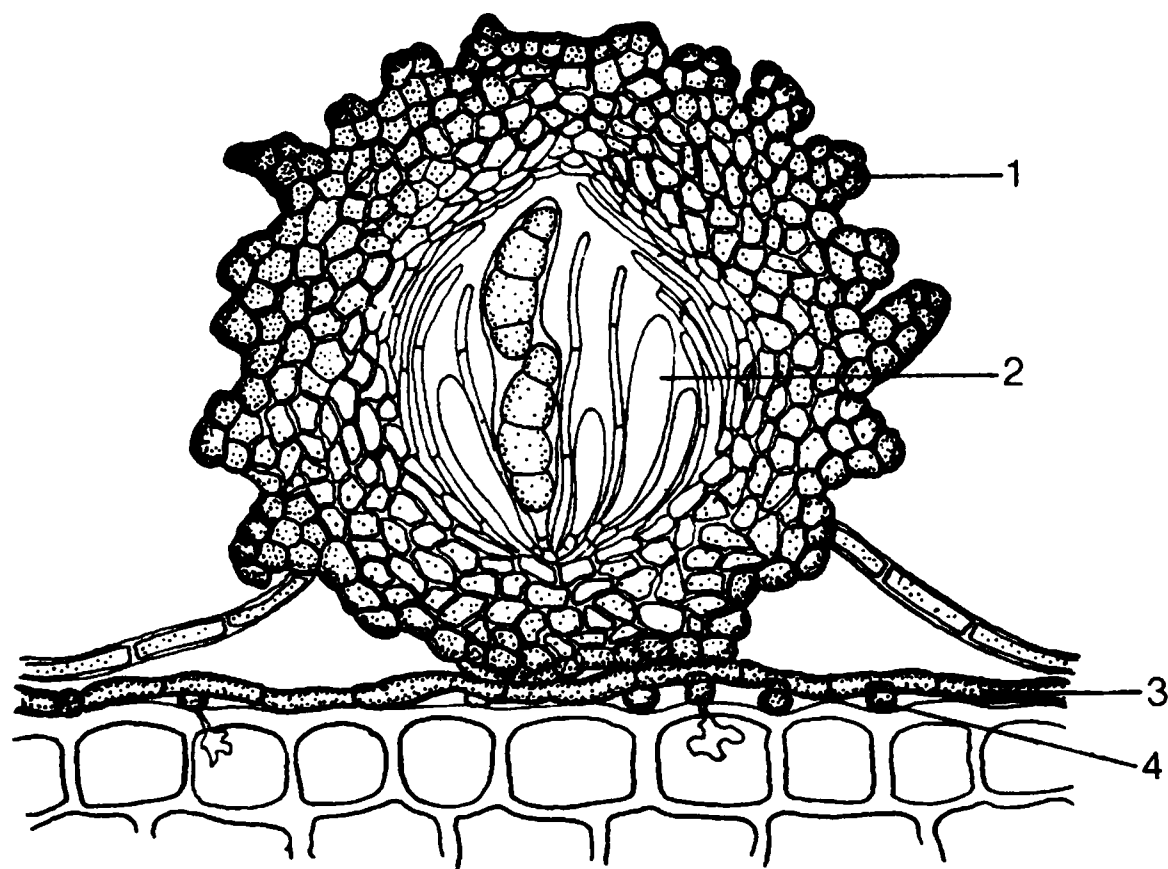


Рис. 124. *Asteridiella taxi* (Meliolales), паразит тисса. Срез плодового тела с замкнутым перидием (1), тонкостенными двуспоровыми сумками (2) и питающими гифами (3) с гифоподиями (4) ($\times 300$; по Müller E., Bose S. K., Indian Phytopath. 12 [1959] 13—18)

(см. с. 246), у них исходно южный ареал, однако, перейдя с хвойных на другие растения, они добрались до Северной Америки.

Pezizales. Сумчатые грибы с наиболее крупными и броскими благодаря форме и окраске асками относятся (за редкими исключениями) к этому порядку, который охватывает также многочисленные формы с невзрачными мелкими асками. Это сапротрофы на древесине, почве, пожарищах или помете животных, иногда микоризные симбионты корней высших растений. В большинстве случаев их апотеции развиваются на поверхности земли (эпигейно), иногда — обычно с замкнутым гимением — в ее толще (гипогейно). Гипогейные формы еще часто выделяют в отдельный порядок (Tuberales), однако не все они близкородственны между собой и даже должны помещаться в разные семейства Pezizales с преимущественно надземными апотециями.

Pyronema omphalodes образует на пожарищах (или стерилизованной почве) обширные оранжево-желтые корки из плотно скученных мелких аском. На молодых талломах развиваются окруженные пучками гиф шаровидные аскогоны с трихогинами, которые крючковидно загнуты в сторону более тонких антеридиев (рис. 105, см. с. 217). Копуляция заключается в переходе ядер (гаметангиогамия). Аскогоны все больше окружаются гифами оболочки (см. рис. 105, с. 217), из которых постепенно образуется толстый стоповидный гипотеций и тонкое обрамление развивающегося апотеция (плодущего бокальчика). Стерильные гифы (парафизы) прорастают также между параллельно стоящими сумками (рис.

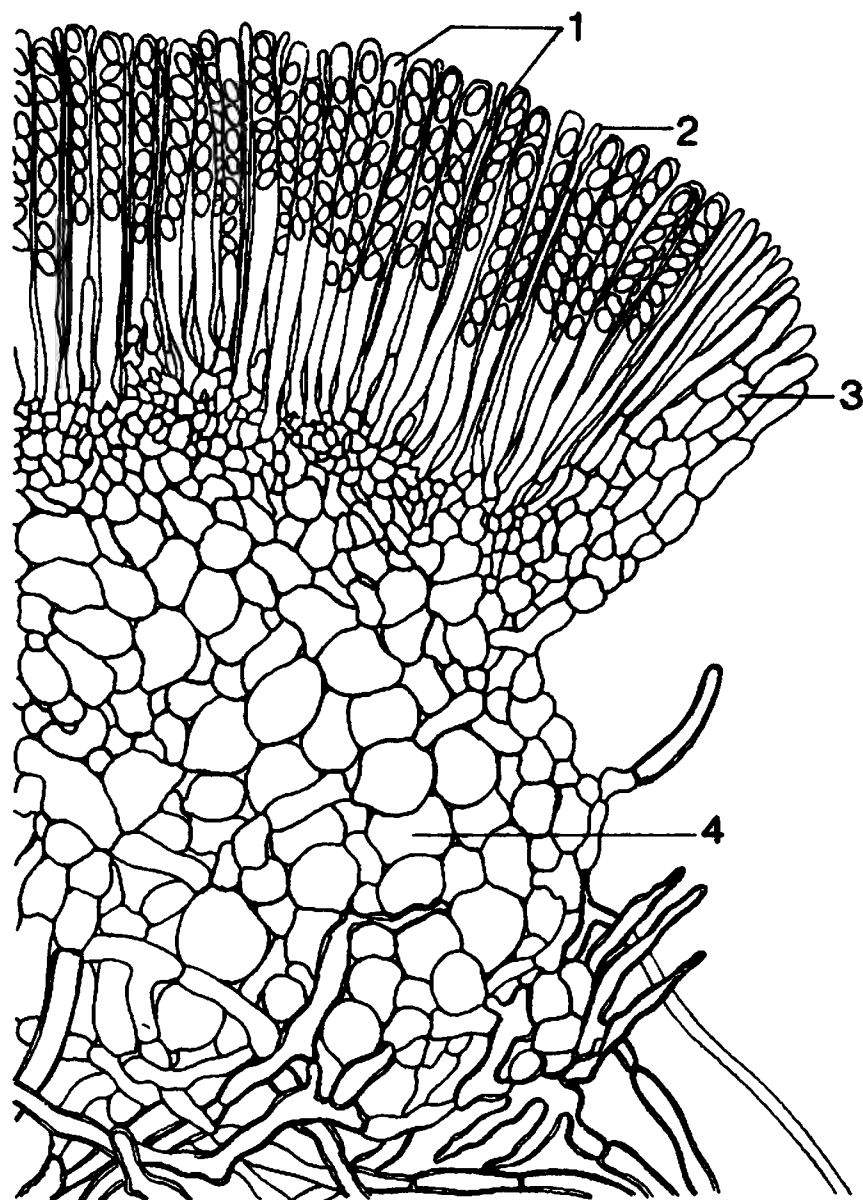


Рис. 125. Разрез через часть апотеция *Pyronema omphalodes* с сумками (1), парафизами (2), боковыми покровными гифами (3), образующими эксципул, и мощным гипотецием (4) ($\times 150$; по Le Gal M., Les Discomycètes de Madagascar, Lab. de Cryptogamie, Paris 1953, 465 p.)

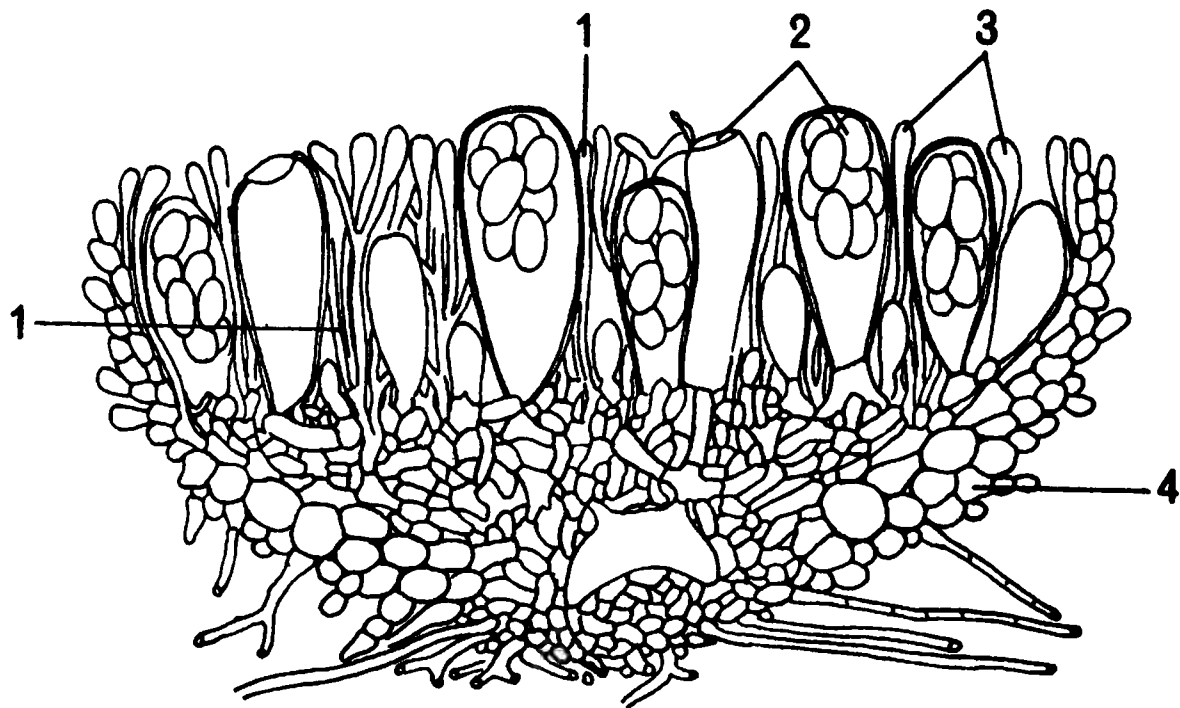


Рис. 126. *Ascophanus granuliformis*. Схематический срез апотеция с гимением (1), сумками (2) и парафизами (3), окруженного клеточным эксципулом (4) ($\times 200$; по Corner E. J. H., Trans. Brit. Mycol. Soc. 14 [1929] 263—291)

125). Сумки выбрасывают аскоспоры через открывающуюся крышечкой вершину (рис. 112, А, Б, см. с. 222).

У многих Pezizales такие же бокаловидные плодовые тела (апотеции), например у *Ascophanus granuliformis*, гимений которого (рис. 126, 1) с сумками (2) и парафизами (3) окружен клеточным эксципулом (4). У апотециев прослеживаются два способа развития. Гимений *Pyronema omphalodes* с самого начала открыт (гимнокарпный тип); у *Iodophanus carneus* он, напротив, сперва находится внутри молодого плодового тела, покров-

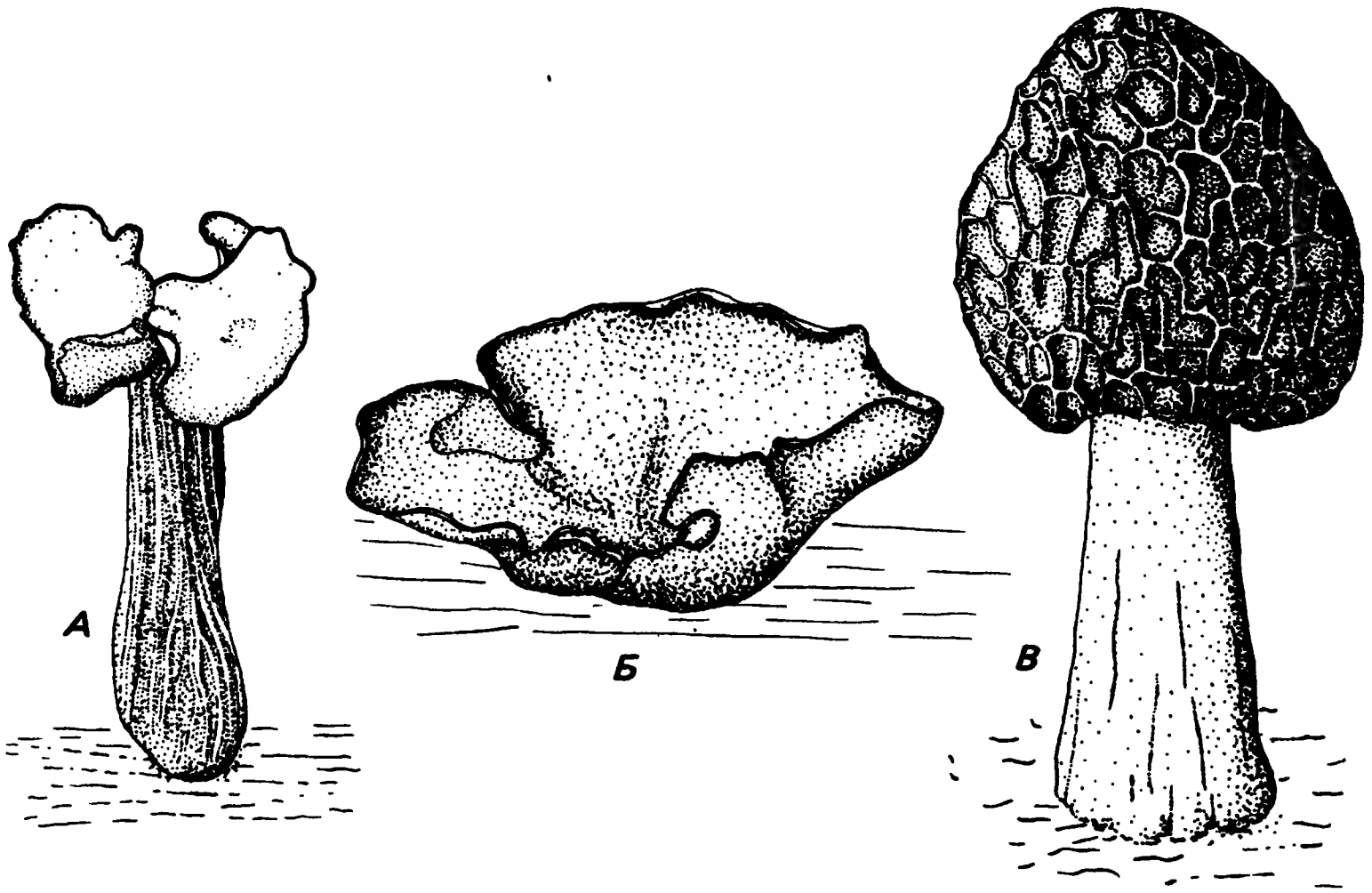


Рис. 127. Видоизменения апотеция. Плодовые тела: А — *Helvella crispa*; Б — *Aleuria aurantia*; В — *Morchella esculenta* ($\times 1$; по Dennis)

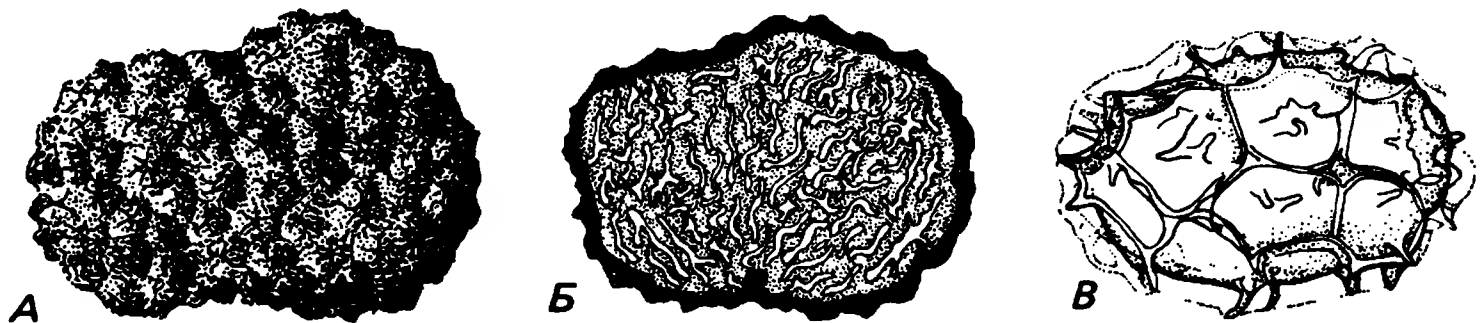


Рис. 128. *Tuber aestivum*. А. Целое плодовое тело. Б. Разрезанное плодовое тело с перидием и выстилающим полости гимением. В—Аскоспора (А, Б: $\times 2$; В: $\times 550$; А, Б: по Vittadini С., *Monographia Tuberacearum*, Mediolani, 1831; В: по Trappe J. M., *Mycotaxon* 9 [1979] 297—340)

ный слой которого разрывается только позже (гемиангиокарпное развитие, см. рис. 126).

Разнообразие апотециев у *Pezizales* этим не исчерпывается. У *Aleuria aurantia* они крупные, мясистые, красно-оранжевые, развивающиеся на почве (рис. 127, Б). У зрелого зонтиковидного апотеция лопастника курчавого (*Helvella crispa*) бороздчатая ножка поднимает высоко над землей плоский спорносный диск (рис. 127, А). У сморчка (*Morchella esculenta*) колокольчатый гимений расчленен поперечными и продольными валиками на углубления разного размера (рис. 127, В).

Еще более разрастается спороносный слой у подземных трюфелей (рис. 128), ряд которых относится к ценнейшим съедобным грибам, используемым в пищу и как приправа, например черный, или перигорский (*Tuber melanosporum*), зимний (*T. brumale*) и летний (*T. aestivum*) трюфели. Их клубневидные плодовые тела достигают размера куриного яйца и развиваются в почве. Их ищут с помощью специально натасканных собак (раньше также — свиней). В некоторых местах (например, на юге Франции) мицелий искусственно вносят в почву, обычно под дубами. Плодовые тела окружены темной, чаще всего шероховатой корой и пронизаны сложной системой «вен». Внутри последних располагаются сумки, т. е. речь идет о крайне складчатом плодущем слое. Тенденция к такой складчатости налицо уже у эпигейных *Pezizales* (например, сморчка). Трюфели связаны с прочими представителями этого порядка переходными формами.

Мицелий *Tuber aestivum* пронизывает почву и летом образует клубочки гиф (зачатки плодовых тел). В них между гаплоидными клетками происходят соматогамные копуляции. Возникающие в результате аскогенные гифы образуют пряжки (рис. 107, см. с. 220), из концов которых возникают широкобулавовидные сумки. Одноклеточных, бурых, сетчато орнаментированных аскоспор в них от одной до пяти, так как не все восемь ядер нормально развиваются.

По развитию и морфологии свыше 1000 известных видов *Pezizales* весьма разнообразны. Многие из них можно культивировать в лаборатории; некоторые в чистой культуре регулярно дают половое спороношение (телеоморфу), а иногда и бесполое (анаморфу) — чаще всего голобла-

стические конидии, возникающие на одной и той же конидиогенной клетке одновременно или симподиально друг за другом (ср. с. 68).

Обычно сумки *Pezizales* оперкулятные (рис. 112, А, см. с. 222) с различным механизмом вскрывания на вершине. Они способны активно отстреливать аскоспоры. У форм с подземными асками эта способность вторично утрачена. Хотя внешне сумки таких групп еще примерно такие же, как у их ближайших сородичей с эпигейными асками, верхушечная крышечка у них отсутствует и аскоспоры высвобождаются при разрушении стенки. Чаще всего эти грибы распространяются животными.

У видов рода *Elaphomyces* (олений трюфель), выделяемого в самостоятельный порядок *Elaphomycetales*, клубневидные, характерно скульптурированные с поверхности, толстостенные аскоспоры диаметром около 1 см, в полости которых развивается масса почти округлых рано ослизняющихся сумок с шаровидными бурыми толстостенными аскоспорами. Возможно, несовершенный гриб *Cenococcium graniforme* — анаморфа *E. anthracinus*. *Elaphomycetales* — микоризные симбиоты многих деревьев и кустарников. Трюфелевидным *Pezizales*, аскоспоры которых внешне сходны, они не близкородственны.

Erysiphales (возбудители настоящей мучнистой росы) относятся к наиболее заметным паразитам растений: пораженный экземпляр часто выглядит как бы обсыпанным мукой. Белый налет состоит из эпифитного мицелия, образующего конидии.

Blumeria graminis (*Erysiphe graminis*) — возбудитель настоящей мучнистой росы злаков — покрывает листья и соломины хозяев густым, иногда напоминающим мягкую обивку мицелием из переплетенных между собой гиф. Уже на проростковых трубках и молодых гифах возникают апрессории (органы прикрепления) (рис. 19, см. с. 51 и с. 55), от которых отходят тонкие инфекционные гифы, прободающие кутикулу и стенку эпидермальной клетки и расширяющиеся внутри последней в эллипсоидный гаусторий (см. с. 51). Развивающиеся из нее пальцевидные придатки окружаются образуемым совместно хозяином и паразитом пограничным слоем; через него и происходит питание (рис. 129, Д).

В течение довольно длительного времени гриб распространяется конидиями, которые образуются базипетально (снизу вверх) цепочками на простых, гифообразных, прямостоячих конидиеносцах (рис. 129, Б). Сначала конидии в цепочке связаны между собой центральными порами в разделяющих их перегородках; незадолго до созревания эти отверстия закрываются (рис. 129, В, Г). Пока конидии соединены в цепочку, они неспособны к прорастанию.

На более старых мицелиях развивается (обычно с верхней стороны листа) половое спороношение. Две исходные гифы сплетаются между собой и, ветвясь по всей длине, дают многоядерные, сильно окрашиваемые гифы, которые формируют плотный однородный клубок — зачаток плодового тела; внутри последнего развиваются немногочисленные широкобулавовидные сумки, однако очень часто аскоспоры не созревают. Полностью развитые плодовые тела (рис. 129, А) несут снаружи несколько ко-

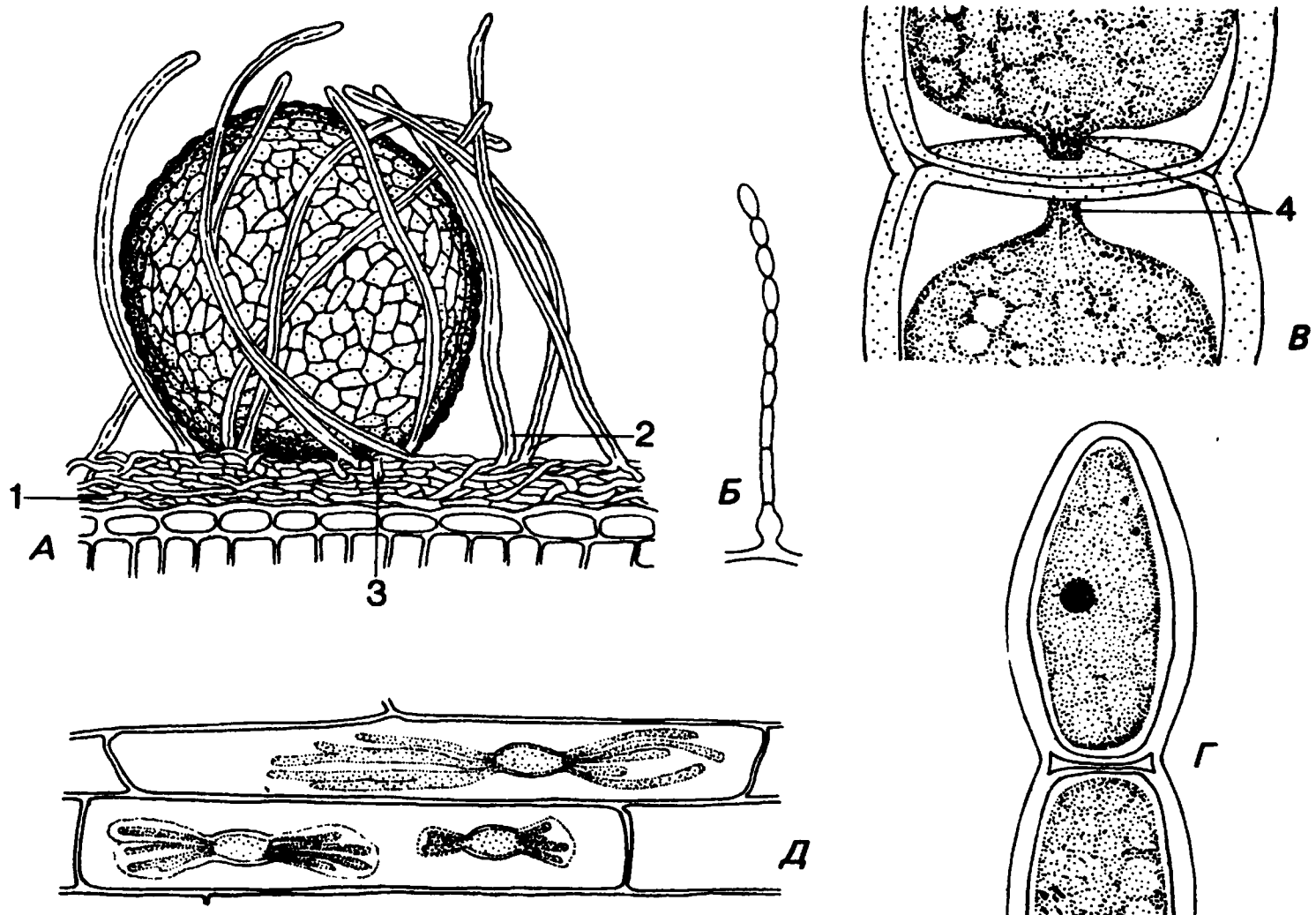


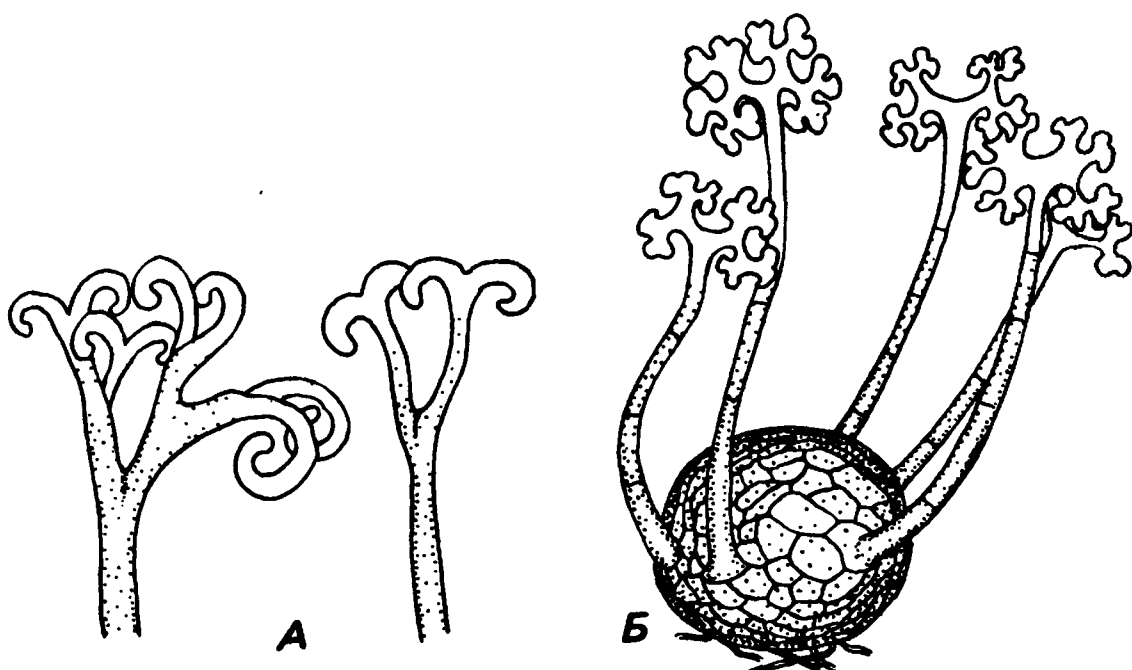
Рис. 129. *Blumeria graminis*. А. Клейстотеций на мицелиальной подушке (первичном мицелии [1]), окруженный щетинковидными гифами вторичного мицелия (2); у основания несколько коротких придатков (3). Б. Цепочка конидий. В. Две соседние конидии молодой цепочки, связанные порой (4). Г. Концевая конидия более старой цепочки, уже не сообщающаяся с остальными. Д. Клетки эпидермы хозяина с гаусториями и пальцевидными выростами последних (А: $\times 170$; Б: $\times 200$; В: $\times 2000$; Г: $\times 1000$; Д: $\times 210$; А, Б, Д: по Blumer, 1967; В, Г по Brodie H. J., Canad. J. Bot. 20 [1942] 595—601)

ротких, гифоподобных придатков и лишены выводного отверстия (клеистотеции). При увлажнении они вскрываются горизонтальной трещиной; вся их верхняя половина приподнимается и отрывается. Высвобождаемые из чехла сумки, напоминающие оперкулятные, отстреливают на расстояние до 2 см аскоспоры, разносимые потоком воздуха (рис. 112, Д).

Blumeria graminis, как и все прочие мучнисторосые грибы, не культивируется в лабораторных питательных средах (облигатный биотроф). Этот вид охватывает множество рас, специализированных на определенных растениях-хозяевах или их сортах. У отдельных рас спектр паразитизма удивительно широк. Так, мучнистая роса райграса *Lolium multiflorum* с разной силой поражает 65 видов злаков. Виды райграса в целом тяжело болеют; гриб может образовывать на этом хозяине половое спороношение. Другие злаки поражаются слабо, и клеистотеции на них не возникают (побочные хозяева).

Более 500 известных видов мучнисторосых грибов можно разделить на несколько родов, различающихся анаморфами, числом формирующихся сумок и придатками плодовых тел. По одной сумке в клеистотециях *Sphaerotheca* и *Podosphaera*; виды *Podosphaera* и *Uncinula* можно

Рис. 130. А. Придатки плодового тела *Uncinula bicornis*. Б. Плодовое тело *Podosphaera aucupariae* с придатками (А: $\times 400$; Б: $\times 150$; по Blumer S., Echte Mehltaupilze [Erysiphaceae], G. Fischer, Jena 1967, 436 S.)



легко узнать по характерному облику придатков плодовых тел (рис. 130, А, Б).

Кроме *Blumeria graminis*, экономически важен еще целый ряд видов мучнисторосяных грибов, в частности *Podosphaera leucotricha* (мучнистая роса яблони), *Microsphaera alphitoides* (мучнистая роса дуба) и *Sphaerotheca mors-uvae* (американская мучнистая роса крыжовника).

Leotiales¹ — это грибы с обнажающими плодущий слой асками (апотециями) и иноперкулятными сумками (ср. рис. 112, Е), кольцевой валик которых (обычно амилоидный) может выглядеть, как у *Xylariaceae* (см. с. 253). Порядок охватывает несколько тысяч видов. Из-за мелких, часто незаметных аском даже в умеренной зоне известны далеко не все формы.

Hyaloscypha lachnabrachya произрастает на мертвых, опавших листьях деревьев (например, ольхи), образуя на них беловатые, прилегающие к субстрату апотеции диаметром примерно 0,25 мм (рис. 131). Сумки содержат по четыре аскоспоры. В утолщенной вершине сумки находится апикальный аппарат, который окрашивается иодным раствором (например, реактивом Мельцера) в синий цвет, включает в себя узкую выводную пору и способен активно выбрасывать наружу аскоспоры. Апотеций сидит на короткой ножке (рис. 131, 1), расширяющейся в его бокаловидную стенку (эксципул, 2), которая в свою очередь охватывает гимений с сумками (3) и парафизами (4) (рис. 131).

Как и *H. lachnabrachya*, большинство **Leotiales** образует апотеции на отмерших частях растений, однако к порядку относятся также несколько важных фитопатогенов, например *Pseudopeziza trifolii* (бурая пятнистость клевера), *Sclerotinia trifoliorum* (клеверный рак), а также *Monilinia fructigena* и *M. laxa* (гниль плодов и усыхание цветков семечковых и косточковых соответственно).

¹ До совсем недавнего времени этот порядок называли *Helotiales*. — Прим. пер.

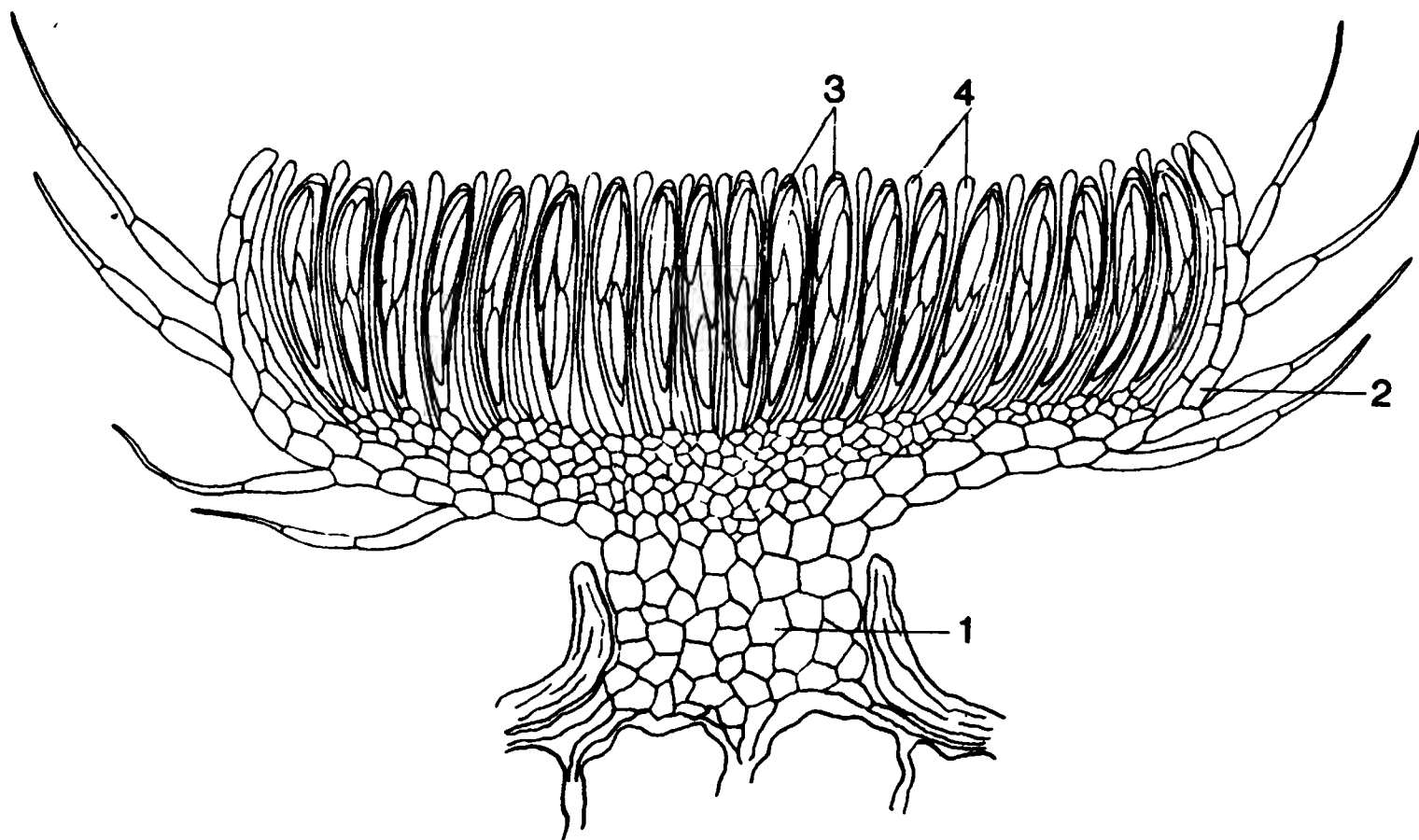


Рис. 131. *Hyaloscypha lachnobracha*. Разрез через апотеций с ножкой (1), эксципулом (2), сумками (3) и парафизами (4) ($\times 250$)

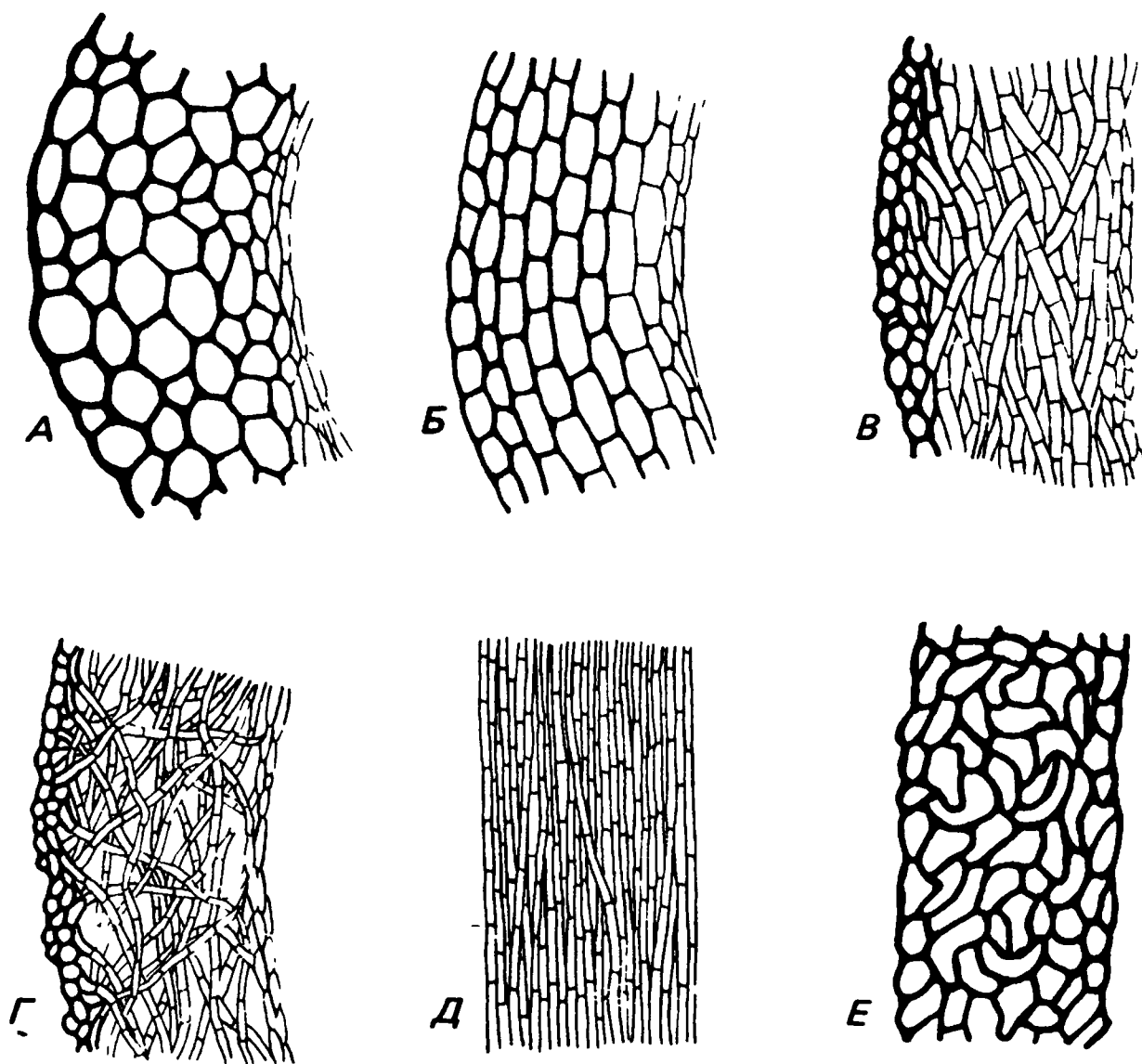


Рис. 132. Текстура стенки Leotiales: А — глобулярная; Б — призматическая; В — обмазанная; Г — перепутанная; Д — вытянутая; Е — эпидермоидная (схематично, примерно $\times 500$; по Hutter R., Phytopath. Z. 33 [1958] 1—54)

Проростковые гифы из конидий (реже аскоспор) *M. laxa* внедряются через цветки косточковых в ветви, и развивающийся мицелий губит последние (усыхание ветвей). Позже гриб вызывает гниль плодов и зимует в их мумифицированных остатках, обычно покрытых обширным налетом конидиального спороношения (*Monilia cinerea*). Реже образуются апотеции. Из мумифицированных плодов в земле или на ее поверхности вырастают бокальчики на довольно длинных ножках, покрытые изнутри гимением.

Наряду с бокаловидными апотециями в этом порядке, как и у *Pezizales* (см. с. 239), встречаются другие формы плодовых тел. Например, у *Trichoglossum hirsutum* они вырастают на перегнойной почве в виде сидящей на короткой ножке черной удлиненной булавы («земляной язык»), вся внешняя сторона которой покрыта гимением. У некоторых родственных *Trichoglossum* грибов (семейство *Geoglossaceae*), как и у *Helvella crispa* среди *Pezizales* (рис. 127, А), апотеций выглядит шляпкой на длинной ножке (например, у *Cudonia confusa*).

Признаки, важные для систематики этого порядка, сопоставил Наннфельдт (Nannfeldt, 1932). Большое значение придается стенке апотеция (экскипулу); на рис. 132 представлена ее различная текстура. Наряду с этим важны форма и размер апотециев, сумок, аскоспор и паразифиз.

На лабораторных питательных средах *Leotiales* растут обычно хорошо, и некоторые из них даже спороносят. Среди относительно часто формирующихся анаморф преобладают, как и у *Sphaeriales* (см. с. 249), фиалидные (ср. рис. 35, с. 63).

Cyttariales. По некоторым признакам сходные с *Leotiales*, но по другим достаточно своеобразные представители этого порядка, относящиеся к одному роду *Cyttaria*, паразитируют на южном буке (*Nothofagus*). Апотеции объединены в шаровидные мясистые стромы, размером часто в несколько сантиметров, в молодом состоянии иногда съедобные. Своеобразные сумки нельзя отнести ни к оперкулятному, ни к иноперкулятному типу.

Phacidiales. У этих грибов по сравнению с *Leotiales* плодовые тела разнообразные: наряду с округлыми встречаются и вытянутые апотеции, вскрывающиеся либо трещиной, либо, у многих форм (например, у возбудителя обыкновенного шютте сосны *Lophodermium pinastri*), продольной щелью. Один из наиболее заметных видов — *Rhytisma acerinum*, вызывающий черную пятнистость клена. Этот гриб разрастается в течение лета в живых листьях, образуя на них обширные черные пятна (стромы), в мелких углублениях которых развивается микроконидиальная анаморфа (*Melasmia acerina*). Следующей весной на опавших листьях стромы образуют многочисленные удлиненные апотеции, вскрывающиеся продольной трещиной, которая обнажает светлый гимений, что придает корке морщинистый вид. Типичные для порядка апотеции развивает относительно редкий гриб *Phacidina gracilis* на листьях различных плаунов (рис. 133). Его молодые плодовые тела выглядят как погруженные в субстрат

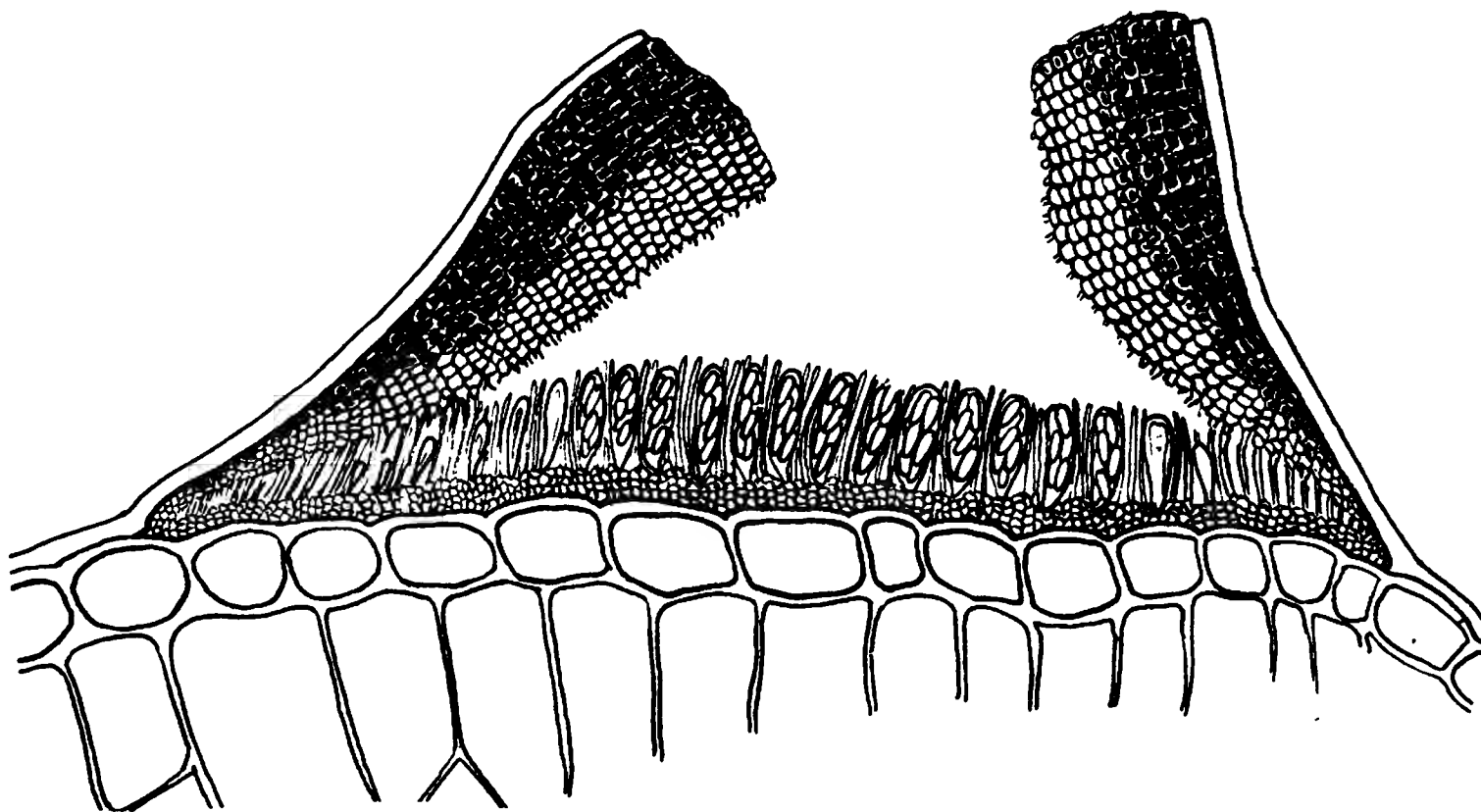


Рис. 133. *Phacidina gracilis*. Срез апотеция ($\times 250$; по von Arx, Müller 1954)

клубневидные диски; внутри них горизонтальным слоем расположены сумки. Покровный слой зрелого апотеция разрывается в центре и расходится в виде лепестков. У некоторых видов вскрывание идет вдоль заранее сформировавшейся тонкой зоны.

Lecanorales. Лишайники (Lichenes) как форма симбиоза водорослей и грибов (преимущественно аскомицетов) исчерпывающе рассмотрены Хенсеном и Янсом (Henssen, Jahns, 1974), на работу которых мы и ориентируемся. Часть грибных компонентов легко отнести к порядкам, в состав которых входят и нелихенизированные виды. Исключительно в лишайниках встречаются представители порядков Lecanorales, Gyalectales и Verrucariales, а также подавляющее большинство Caliciales (известно несколько сапробионтов).

Lecanorales — самый крупный из всех порядков аскомицетов (свыше 10 000 видов), охватывающий самые разнообразные типы лишайниковых грибов; деление его на более мелкие порядки пока невозможно, хотя различают шесть подпорядков. У леканоровых аскомицетов апотециевидные, отличающиеся твердой консистенцией и долговечностью аскомы, унитарные иноперкулятные сумки с чаще всего явно утолщенными стенками (рис. 112, 3, И, см. с. 222), а гимении обычно заклеены студенистыми веществами. Как и у Leotiales, строение вершины сумки разнообразно; наряду с часто встречающимся здесь амилоидным кольцевым валиком известны многие представители без положительной иодной реакции. Относительно распространен также студенистый покров гимения, окрашивающийся иодом в синий цвет.

Ostropales. Вид *Ostropa barbara*, отличающийся эллипсоидными аскомами, погруженными в субстрат, — сапротроф на древесине. Аскомы в сухом состоянии замкнуты, а при увлажнении широко по типу апотециев раскрываются трещиной, идущей через всю их вершину. Стенка плодового

тела состоит из темной массы сетевидно переплетенных гиф и содержит многочисленные кристаллические включения (рис. 134). Сумки цилиндрические, очень длинные и тонкие, с неамилоидным кольцевым валиком на вершине. Они содержат параллельно расположенные, также очень длинные и тонкие, поперечно септированные аскоспоры. *Ostropa barbara* и еще примерно 100 аскомицетов относятся к только недавно четко охарактеризованному порядку Ostropales (Sherwood, 1977). Это в основном сапробионты, однако некоторые виды — листовые паразиты или лишайниковые симбионты (например, *Conotrema*).

Graphidales. Оба семейства этого порядка — Graphidaceae и Thelotremataceae — иногда относят к Ostropales (см. выше) из-за очень сходного строения аском, однако аскоспоры здесь заметно толстостенные.

Gyalectales. Этот порядок близок к вышеупомянутым Thelotremataceae, но отличается тонкостенными сумками с апикальными структурами или без них и всегда тонкостенными аскоспорами различного облика.

Caliciales. Апотециевидные аскомы Caliciales, как и у Lecanorales, долговечные, однако сумки, находящиеся в гимении вместе с парафизами, чаще всего цилиндрические с простой нежной стенкой, которая рано разрушается. Высвободившиеся зрелые аскоспоры покрывают гимениальный слой между продолжающими расти парафизами и образуют здесь порошко-

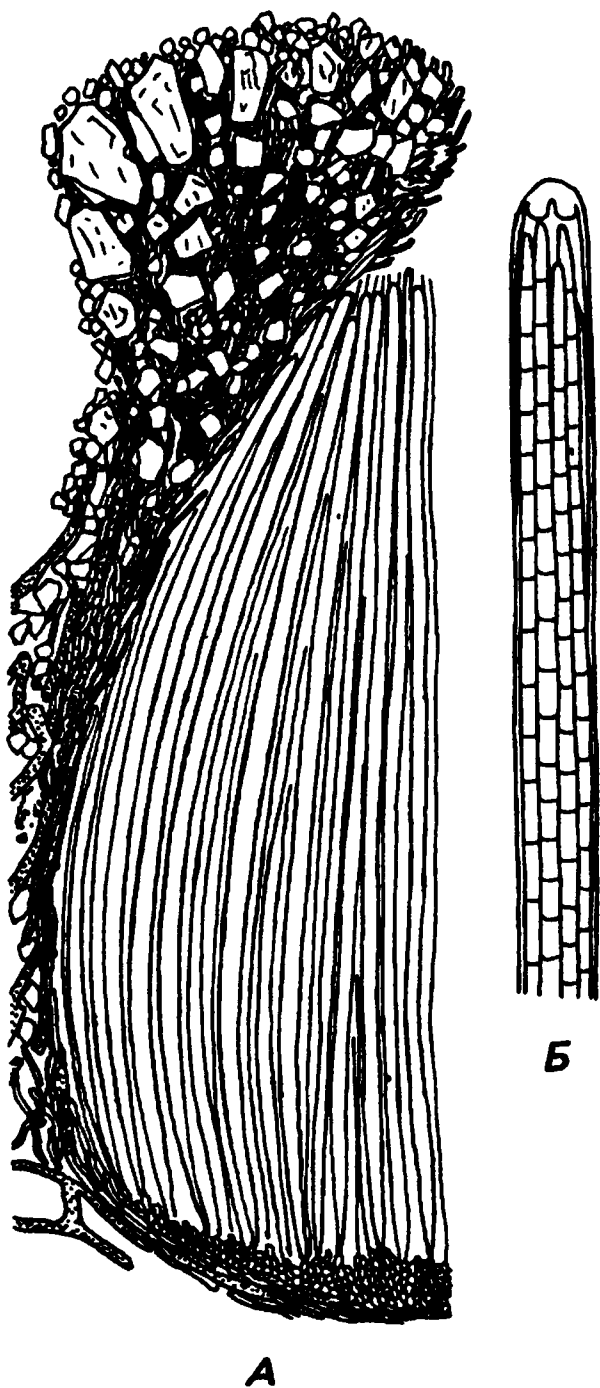


Рис. 134. *Ostropa barbara* А. Срез части аскомы. В стенке отчетливо видны кристаллические включения. Б. Сумка с аскоспорами (А: $\times 200$; Б: $\times 1000$; по Sherwood)

видную массу — мазедий. Аскоспоры довольно разнообразны, однако удлиненно-цилиндрические и нитевидные формы отсутствуют. Некоторые виды образуют сумки в цепочках (рис. 110, см. с. 221).

Caliciales — преимущественно лишайниковые грибы, однако некоторые из них могут расти и без симбиоза с водорослями как сапротрофы на древесине. Порядок относительно невелик (менее 200 видов).

Sphaeriales. *Neurospora sitophila* и *N. crassa* раньше доставляли большое беспокойство как «красная хлебная (пекарская) плесень». Их аскоспоры выносят высокие температуры (до 75°C), а растущие очень быстро гифы (например, в слабо пропеченном хлебе) образуют большие количества экзогенных, соединенных в цепочки макро- и фиалидных микроконидий. Легкие конидии без труда распространяются, сразу же прорастают и стремительно развиваются на подходящих субстратах в новые колонии, которые продолжают бесполое размножение. Заражение этими грибами может затруднять работу микробиологических лабораторий. С другой стороны, упомянутые виды *Neurospora* — излюбленные объекты генетических и физиологических исследований.

Оба они гетероталличны (рис. 63, с. 115). Аскогон оплодотворяют ядра из конидий или мицелиальных гиф партнера. В аскогоне ядра обра-

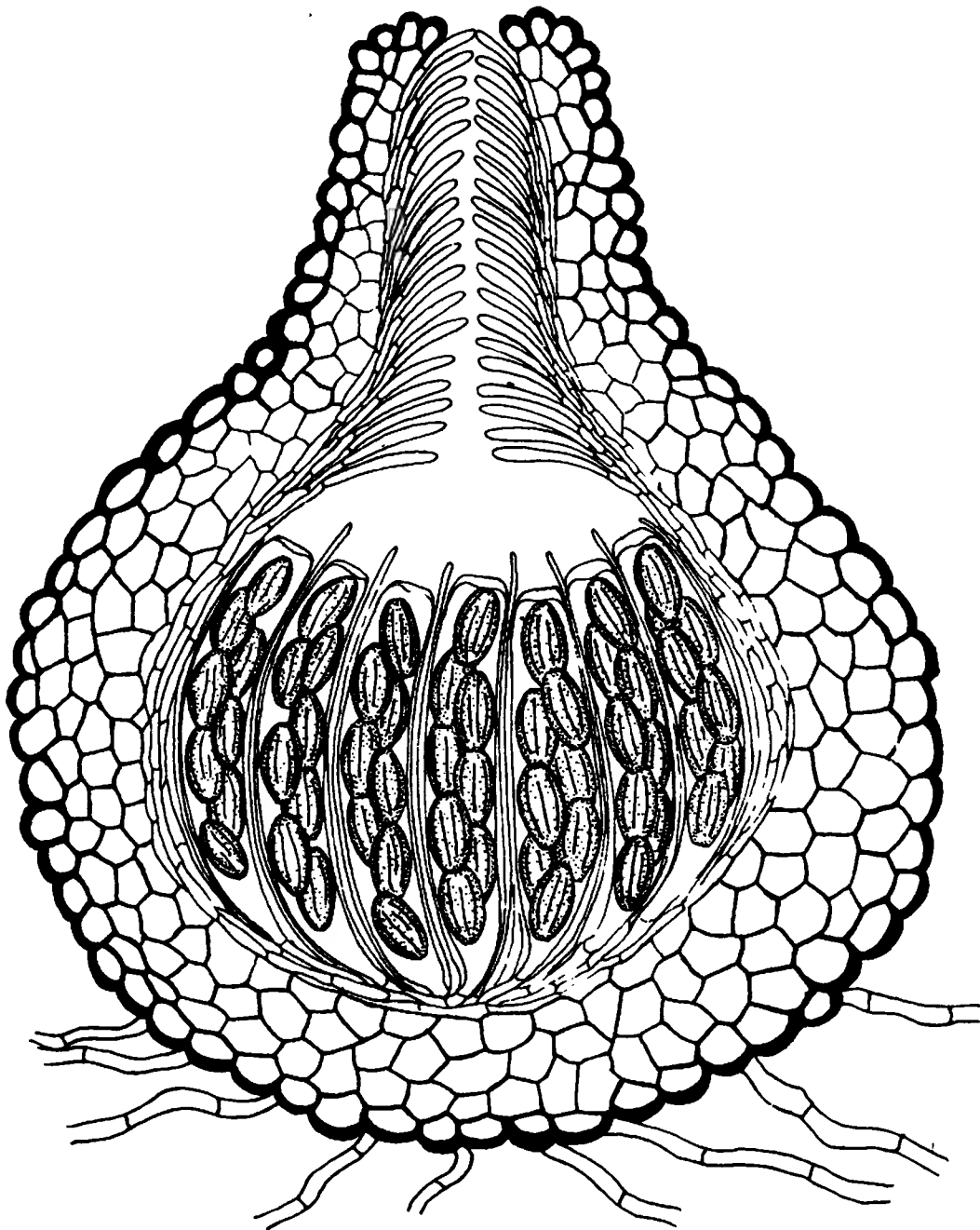


Рис. 135. *Neurospora terricola*. Срез перитеция ($\times 200$)

зуют пары, обычным способом возникают аскогенные гифы, а на них — по типу крючка (рис. 106, см. с. 219) — сумки. Зрелая сумка цилиндрическая или эллипсоидная, с характерным апикальным аппаратом (сферический тип, рис. 112, Л, см. с. 222), содержат одноклеточные бурые аскоспоры, орнаментированные продольными валиками.

Другие виды *Neurospora*, например *N. terricola* (рис. 135), гомоталлические.

У большинства представителей семейства Sordariaceae, к которому относится род *Neurospora*, одиночные аскомы (перитеции) и относительно слабо выступающий кольцевой валик на вершине сумки (рис. 112, Л). Таксоны различаются аскоспорами, которые часто снабжены проростковыми порами (рис. 5, см. с. 29), а у некоторых родов — щетинковидными придатками сложного строения. Близки к этому семейству также Сого-

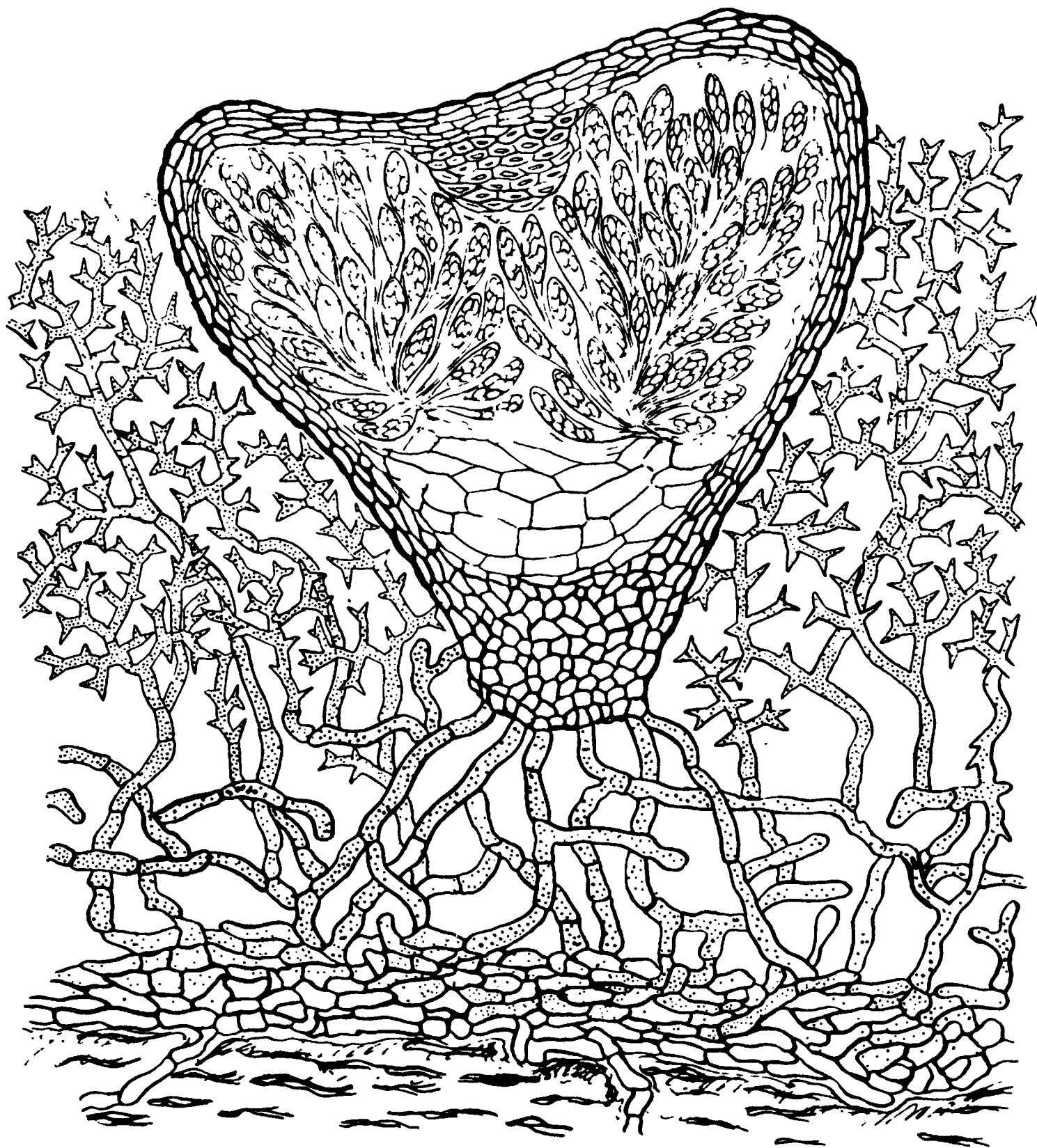


Рис. 136. *Nitschkia acanthostroma*. Срез плодового тела. Внутри сверху отчетливо различается набухающее образование (по von Arx, Müller, 1954)

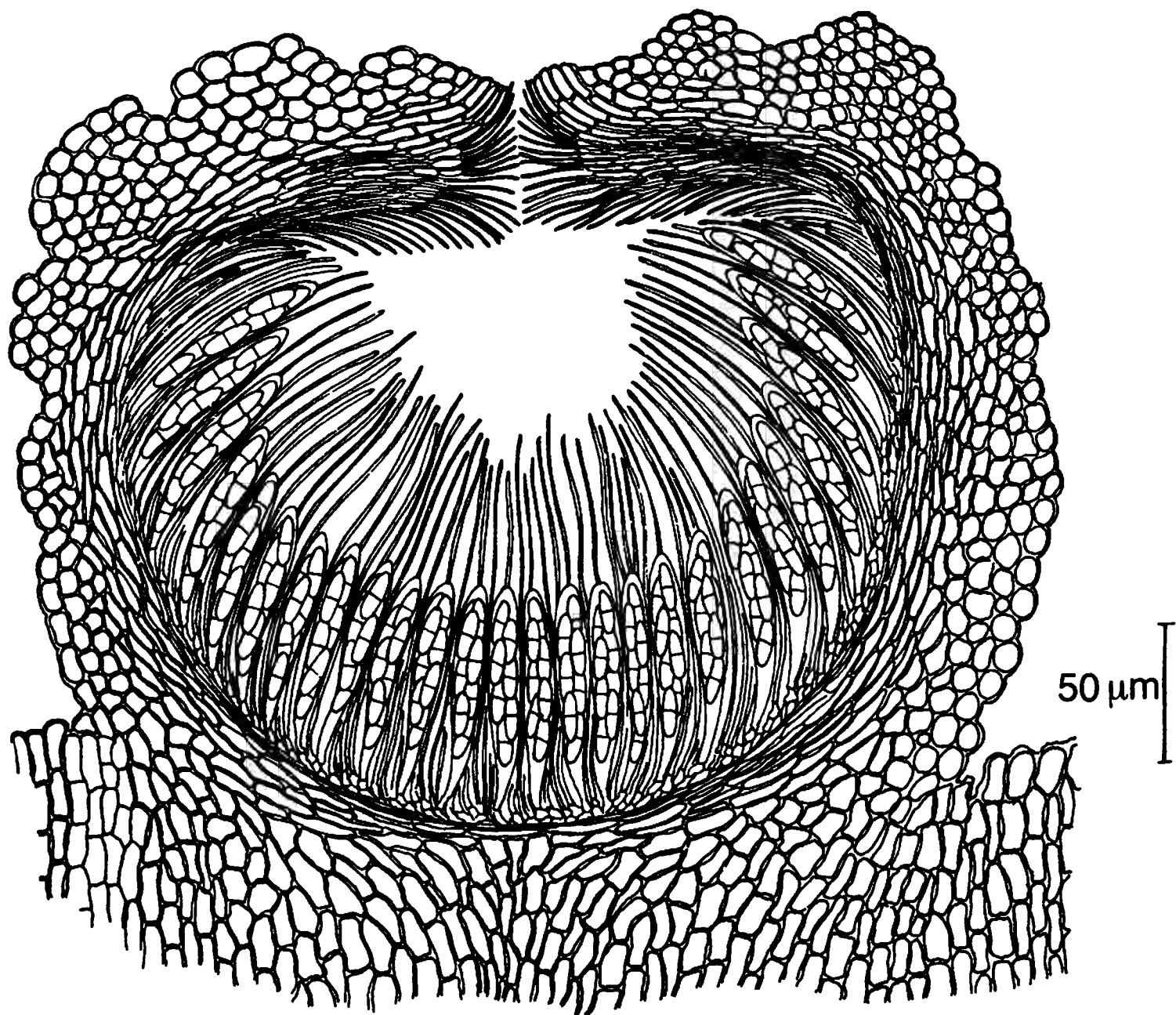


Рис. 137. *Nectria cinnabarina*. Часть стромы с перитецием ($\times 250$; по Müller, von Arx, 1962)

porphoraceae. Их аскомы часто выглядят как юла без заранее образованного выводного отверстия; вместо него изнутри вверху находится масса мясисто-студенистых клеток, которая, поглощая воду, вздувается, своим давлением разрывает аскому и одновременно выбрасывает наружу все сумки (например, *Nitschkia acanthostroma*, рис. 136). Сумки сидят на ножках разной длины, расположены в аске на неодинаковой высоте, стенка их нежная без апикального аппарата (или он сильно редуцирован).

Род *Chaetomium* (рис. 115 и 116, с. 227 и далее) также близок к Sordariaceae. Однако из-за проще устроенных сумок его обычно выделяют в самостоятельное семейство или даже в отдельный порядок Chaetomiales.

Nectria cinnabarina (Nectriaceae) обитает на сухих ветвях. Светлые перитеции сидят группами на стерильной подушке (строме) из грибной ткани (рис. 137). У других представителей этого семейства они погружены в подушковидные или прямостоячие стромы или же развиваются свободно без строматических структур, как у *Nectria haematococca* (ср. рис. 117, с. 229).

В качестве анаморф Nectriaceae образуют всевозможные фиалоконидии, например *Fusarium* (рис. 183, см. с. 302). Все это типичные предста-

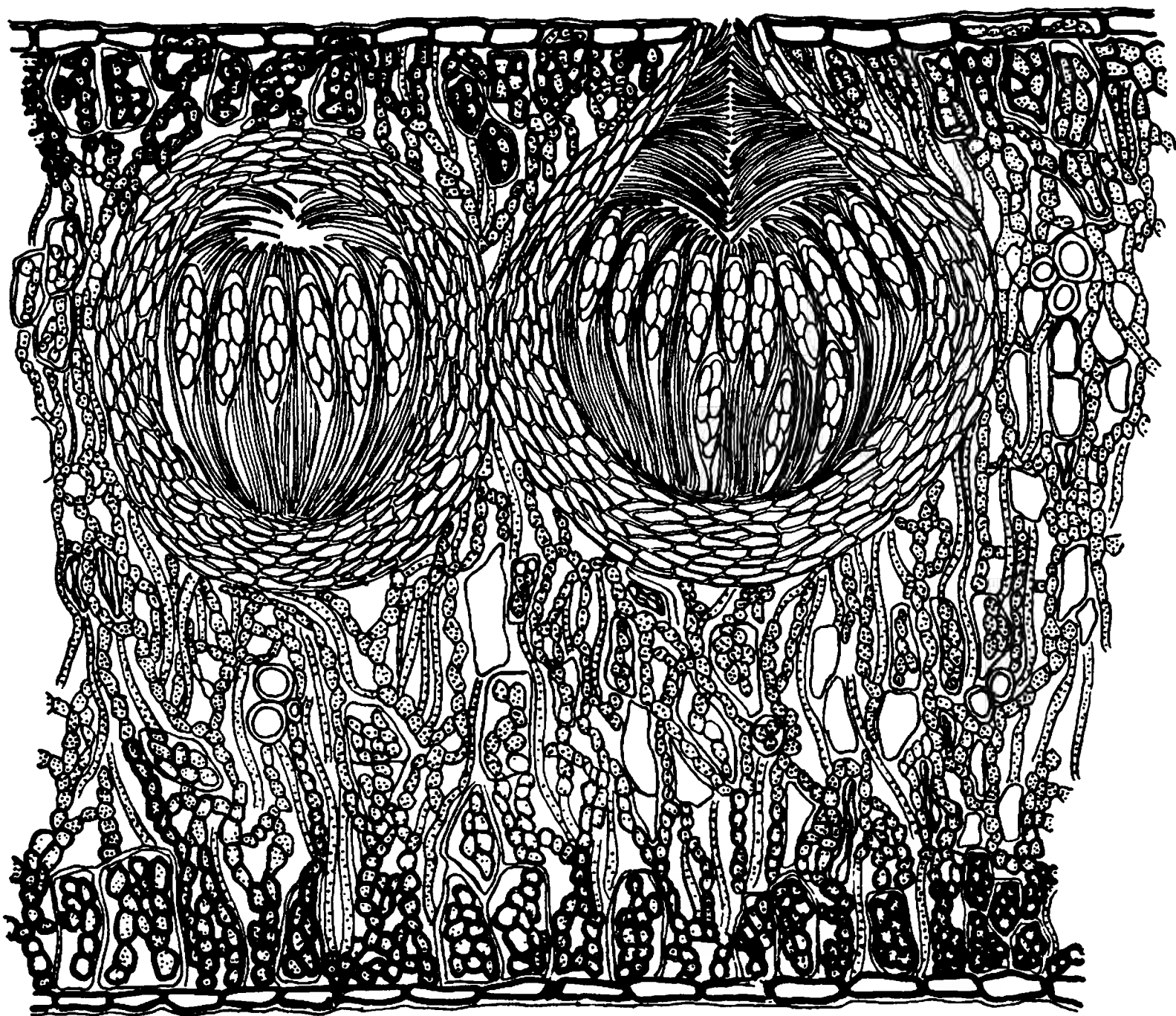


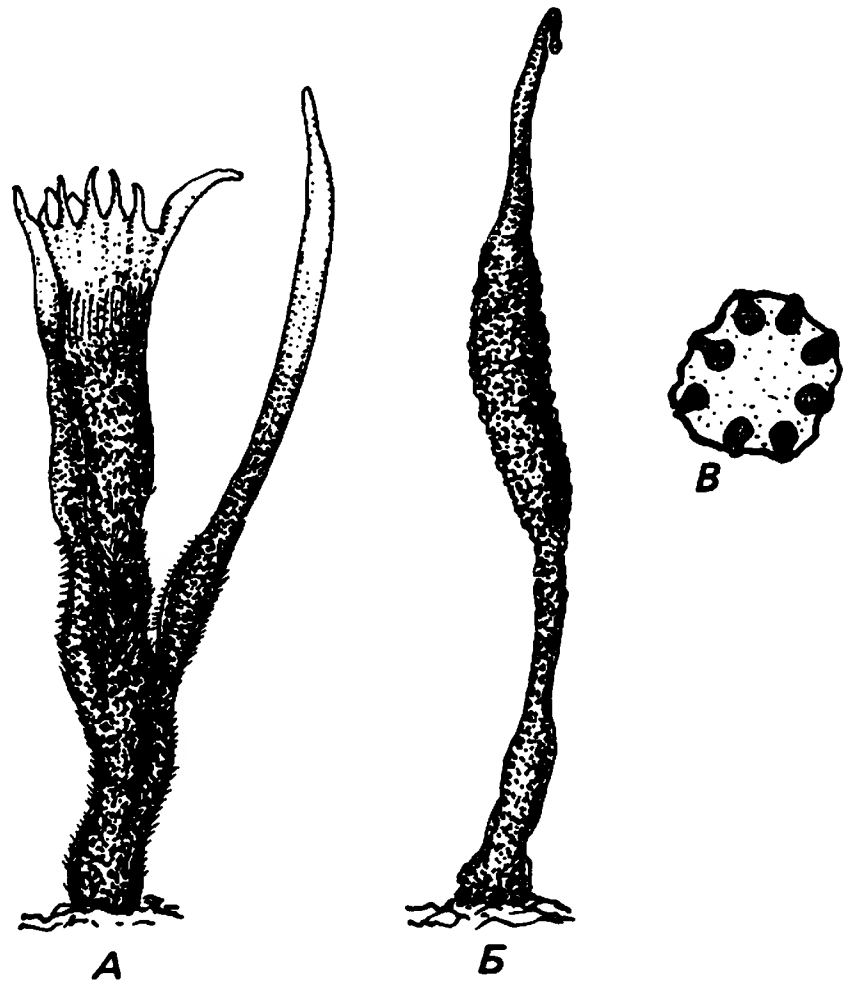
Рис. 138. *Polystigma rubrum* (Polystigmataceae) на листе домашней сливы с псевдостромой и срединным срезом двух перитециев ($\times 250$; по von Arx, Müller, 1954)

вители рассматриваемого порядка, отличающиеся от других его семейств только светлоокрашенными перитециями; сумки (рис. 112, Г, см. с. 122) построены по тому же принципу, что и у других Sphaeriales.

Polystigma rubrum (Polystigmataceae) разрастается в листьях видов *Prunus* и затем образует обширные псевдостромы (ср. с. 231), которые на зеленой растительной ткани выглядят четко очерченными пятнами. Во время паразитической фазы в их мелких углублениях развиваются конидии, а осенью или следующей весной образуются погруженные перитеции (рис. 138). Сходным образом ведет себя *Phyllachora graminis* в листьях злаков (например, пырея), только перитеции здесь созревают уже на живых листьях. Оба эти вида — облигатные биотрофы, тогда как *Nectria cinnabarina* хорошо растет на агаре.

На старых стволах лиственных пород иногда бросаются в глаза прямостоячие темные стромы *Xylaria hypoxylon* высотой до нескольких сантиметров, на вершине часто разветвленные наподобие оленьих рогов (рис. 139). Снаружи они покрыты темной корой из мелких толстостенных клеток, под которой находятся светлые, плотно переплетенные гифы.

Рис. 139. *Xylaria hypoxylon* (Xylariaceae). *А.* Молодая строма, образующая конидии. *Б.* Перитециевая строма; средняя (фертильная) часть бугорчатая из-за выступающих устьий аском. *В.* Поперечный срез перитециевой стромы с темными перитециями в белом сплетении гиф, окруженном темной коркой ($\times 1$)



У молодых стром концы ветвей с мучнистым налетом несут конидиогенные гифы; на их мелких шипиках возникают мелкие одноклеточные эллипсоидные конидии. Позже внутри стром развиваются густо расположенные перитеции с выводным отверстием снаружи; сумки цилиндрические с амилоидным кольцевым валиком на вершине (рис. 112, *Е*, *Ж*). У одноклеточных бурых аскоспор Xylariaceae есть отчетливая проростковая трещина (рис. 5, с. 29).

Порядок Sphaeriales, из которого здесь рассмотрены только самые крупные семейства, охватывает несколько тысяч видов, сильно различающихся строением аском, стром, вершин сумок (рис. 112) и аскоспор; отдельные семейства выделяются также анаморфами относимых к ним таксонов. Предложено несколько схем таксономического деления этой неоднородной группы. Она включает и несколько семейств лихенизированных грибов, в частности Pyrenulaceae, Microglanaceae и Strigulaceae.

Meliolales, Coryneliales, Clavicipitales, Diaporthales, Sphaeriales, Ophiostomatales и Microascales составляют ранее считавшуюся единой группой «пиреномицетов».

Diaporthales. На тонких ветвях и сучьях видов *Ulmus* иногда растет *Diaportha eres*. Талломы развиваются в живой или отмирающей перидерме, а здоровые ткани растения отделены от пораженного места слоем толстостенных клеток. Внутри него, а также непосредственно под корой грибок в свою очередь образует несколько слоев толстостенных округлых клеток, которые макроскопически выглядят темными каемками (рис. 140, *1*).

С переходом к споруляции вблизи коры сначала образуется эктострома из плотно переплетенных гиф, в которой развиваются конидиальные

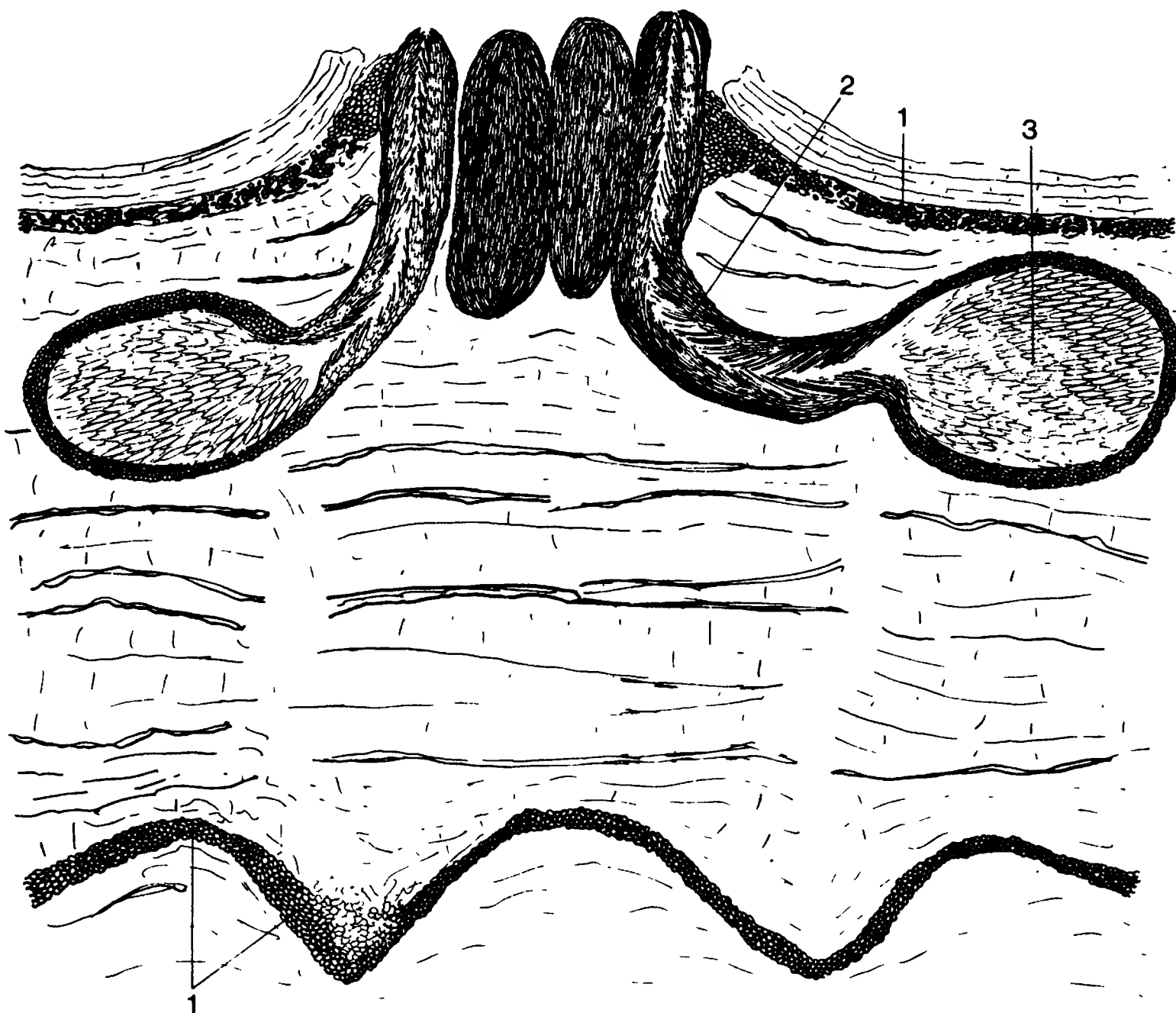


Рис. 140. *Diaporthe eres* (Diaporthales). Срез участка стромы с темными каемками (1), длинными устьями перитециев (2) и сумками (3), отделяющимися от стенки за счет разрушения своих оснований ($\times 50$; по Müller, von Arx, 1962)

полости. Там от коротких несущих клеток отшнуровываются споры двух типов; одни из них веретеновидные длиной несколько тысячных миллиметра; другие нитевидные, несколько загнутые на вершине. Последние неспособны к прорастанию.

Позже под эктостромой развивается энтострома из мелких удлиненных клеток, в которой постепенно большими или меньшими группами растут округлые или эллипсоидные, очень часто расположенные кольцом перитеции (рис. 140, Г). Их полости заполнены веретеновидными сумками; созревая, они отделяются от стенки перитеция за счет ослизнения своего основания и вместе со спорами выталкиваются наружу.

Среди многочисленных аскомицетов, как правило, незаметно растущих на сучьях, ветвях или коре древесных пород, доля Diaporthales особенно велика. Наряду с видами, которые, как *Diaporthe eres*, пронизывают ткань хозяина относительно слабо развитыми строматическими образованиями (псевдостромами), известны и формы с мощно развитыми стромами, полностью вытесняющими или абсорбирующими ткань хозяина.

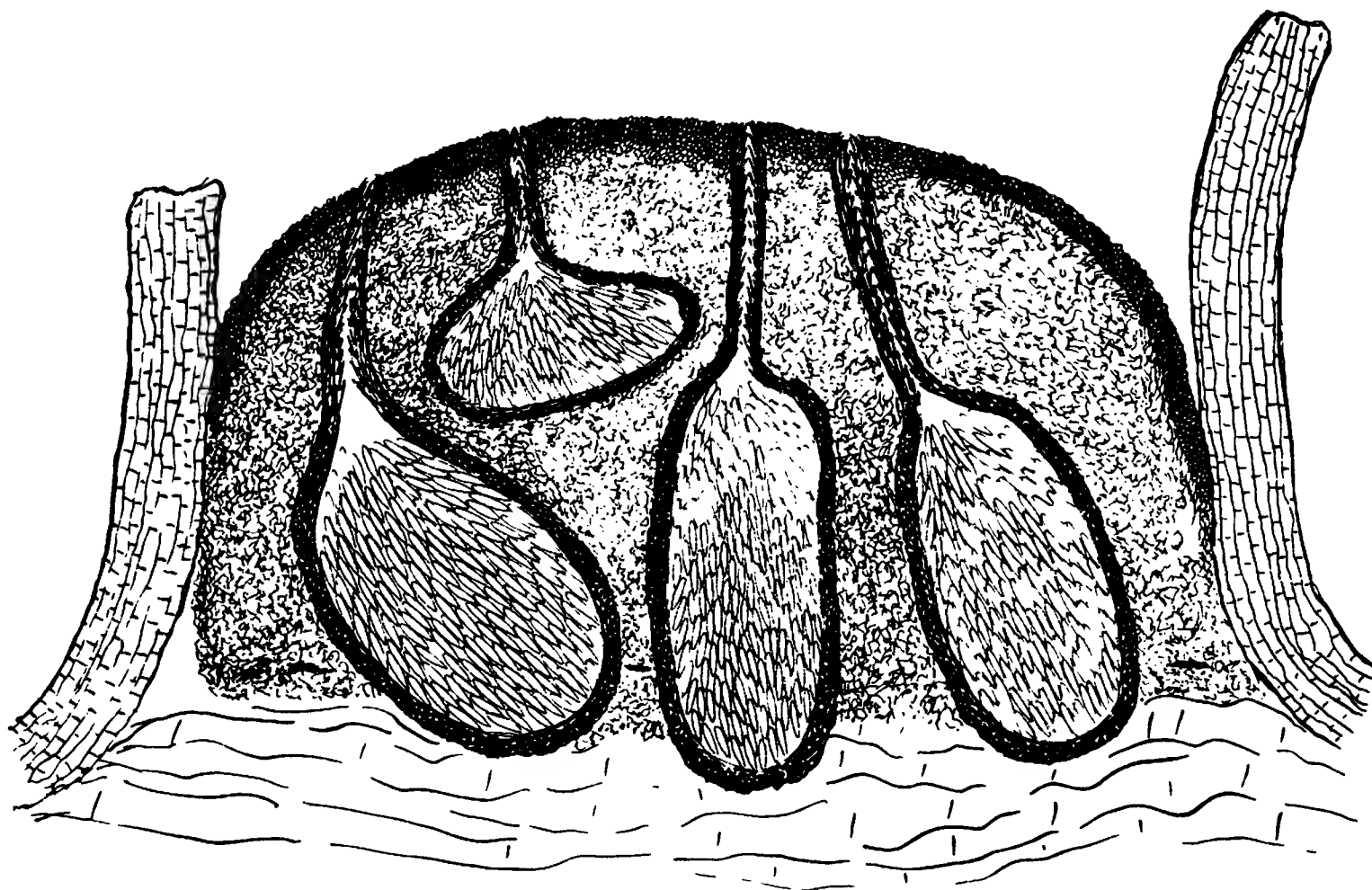


Рис. 141. *Diaporthella aristata*. Срез участка стромы ($\times 50$; по Müller, von Arx, 1962)

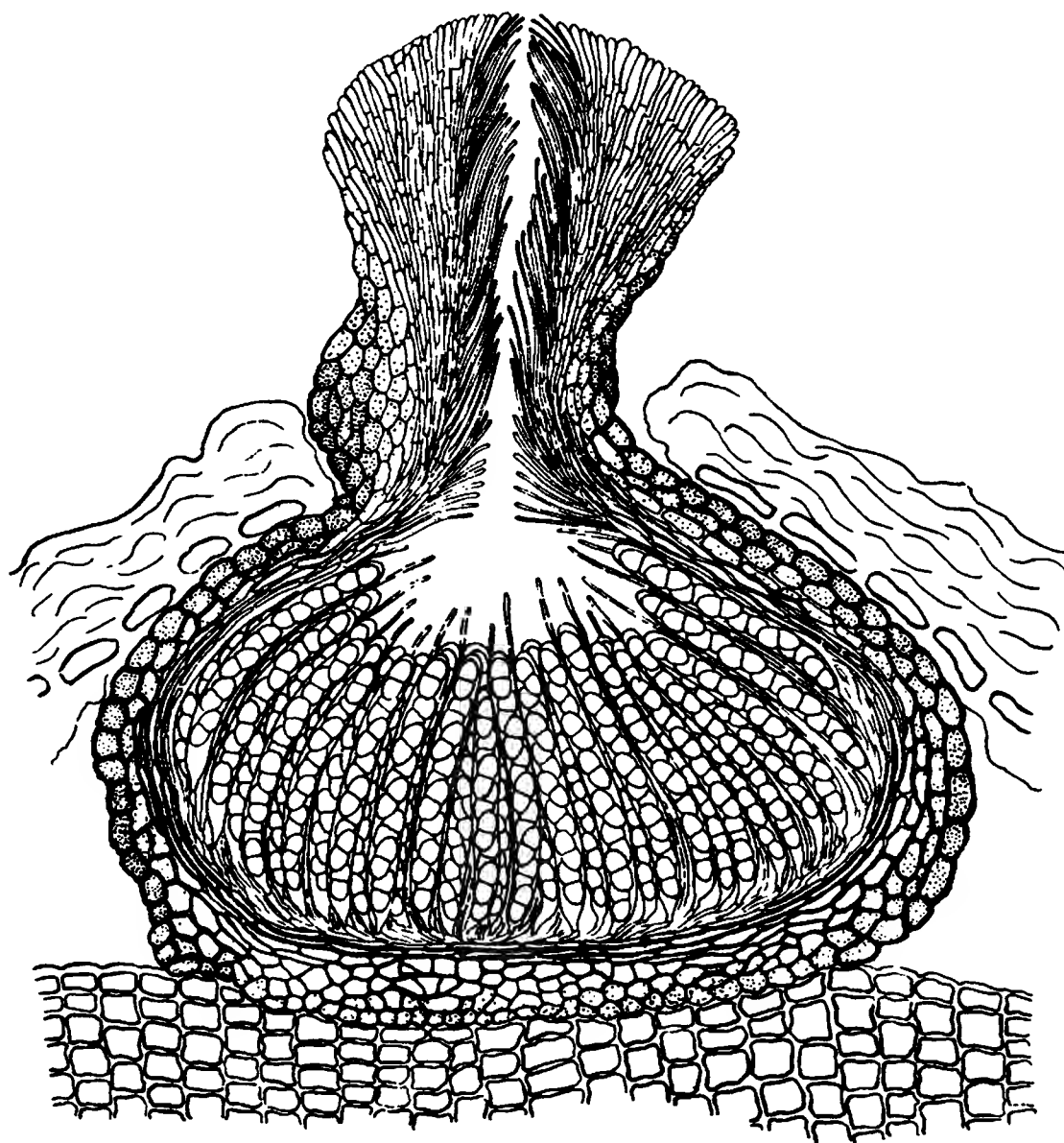


Рис. 142. *Sydowiella fenestrans*. Срез перитеция ($\times 250$; по Müller, von Arx, 1962)

К последней группе относится *Diaporthella aristata* на ветвях берез (рис. 141). У других диапортовых перитеции одиночные (например, у *Sydowielia fenestrans* на стеблях иван-чая, рис. 142).

Большинство Diaporthales хорошо растет на лабораторных питательных средах, но перитеции образуются там исключительно редко, а конидии, напротив, часто. Многие из них — паразиты растений, внедряющиеся через раны в ткани хозяев и часто либо убивающие их части токсинами, либо закупоривающие сосуды (например, возбудитель рака каштана *Endothia parasitica*). Встречаются и листовые паразиты, в частности *Mamiania fimbriata* на грабе.

В близком родстве с Diaporthales находятся Halosphaeriaceae, живущие в морской воде на органическом субстрате. Грибам этого семейства, как и прототуникатным аскомицетам, свойственны относительно рано ослизняющиеся сумки; аскоспоры через выводные отверстия плодовых тел попадают в окружающую воду и с помощью своих видоспецифичных слизистых придатков прикрепляются к подходящему субстрату.

Clavicipitales. Гриб пурпурной спорыньи *Claviceps purpurea* — факультативный паразит злаков (например, ржи). Весной его аскоспоры попадают на рыльца хозяев. Гифы внедряются в завязи, образуют, разрушая растительные ткани, плотный мицелий и через короткое время — множество конидий (стадия *Sphacelia*); одновременное выделение слад-

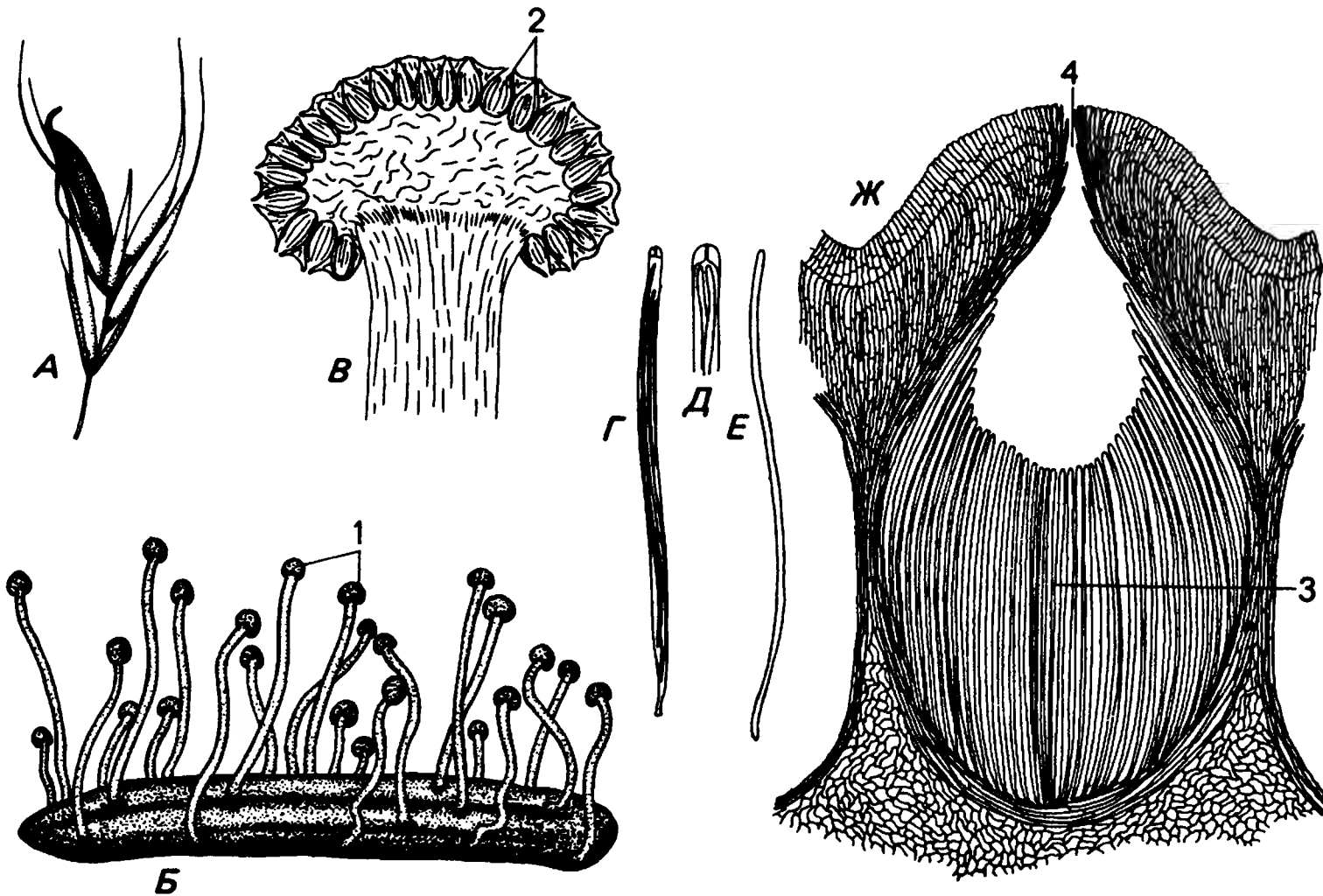


Рис. 143. *Claviceps purpurea*. А. Колосок ржи со склероцием. Б. Склероций, прорастающий перитециевыми стромами (1). В. Срез головки перитециевой стромы с перитециями (2) по периферии. Г. Сумка. Д. Вершина сумки с апикальной порой. Е. Аскоспора. Ж. Срез перитеция с гимением (3) и устьем (4) (А: примерно $\times 1$; Б: $\times 2$; В: $\times 30$; Г: $\times 500$; Д, Е: $\times 1000$; Ж: $\times 200$)

кой жидкости (медвяной росы) привлекает насекомых, которые переносят гриб на здоровые растения. Позже мицелий развивается в торчащий из колоса роговидный склероций (рис. 143, А).

После зимнего периода на почве последний прорастает многочисленными стромами пурпурного — фиолетового цвета в виде головок на ножках (рис. 143, Б). По периферии каждой из головок развивается множество бутылевидных перитециев (рис. 143, Ж). Их образование сопровождается копуляцией антеридиев с многоядерными аскогонами; из последних вырастают дикариотичные аскогенные гифы, на которых, как у *Daldinia concentrica* (рис. 106, Е), по типу крючка формируются длинные, тонкие сумки с нитевидными аскоспорами (рис. 143, Г, Д) и кольцевым валиком на вершине (рис. 112, К, с. 222).

В фармакопеях многих стран *S. purpurea* — лекарственный организм, чаще всего единственный среди грибов. Продуцируемые им алкалоиды (см. с. 126) служат для лечения разных болезней и применяются в акушерстве. Кроме того, гриб вызывает отравление (эрготизм), известное как «злые корчи» или «антонов огонь» и в прежние времена наводившее на людей страх. Склероции гриба, необходимые для получения лекарственных веществ, собирают на специальных полях искусственно инфицированной ржи; в настоящее время возможно производство алкалоидов спорыньи и с помощью мицелия, выращиваемого в ферментерах в контролируемых условиях.

К Clavicipitales относятся также паразиты (преимущественно однодольных), например *Epichloe typhina* (возбудитель чехловидной болезни злаков). Другие представители порядка поражают насекомых (*Cordyceps*) или более крупные плодовые тела грибов (например, *Cordyceps* — виды *Elaphomyces*, *Hypomyces* — шляпочные виды).

Dothideales. Несколько тысяч аскомицетов с битуникатными сумками (ср. с. 224) мы помещаем в один-единственный порядок, хотя другие системы различают их несколько. Аскомы лишь в исключительных случаях крупнее 1 мм, однако в остальном они столь же разнообразны, как у унитуникатных аскомицетов, и также могут объединяться в комплексы (стромы). Анаморфы часто относятся к группе Coelomycetes.

Возбудитель парши яблони *Venturia inaequalis* (рис. 144) паразитирует на ее листьях, а позже и на плодах, разрушая их эпидерму. Весной аскоспоры попадают на молодые листья и прорастают, а проростковые гифы внедряются под кутикулу. Затем под ней распространяется темный мицелий, получающий питание из эпидермальных клеток. Через некоторое время пучками прорываются наружу шишковатые конидиеносцы, образующие на концах грушевидные, легко отпадающие конидии (антелоконидии, *Spilocaea pomi*, с. 298), которые распространяют инфекцию (рис. 144, Б). Поражение паршой бывает особенно сильным в прохладные, дождливые периоды; жарким летом болезнь утихает, а осенью обостряется, перекидываясь на молодые плоды. В результате те покрываются темными неприглядными пятнами и трещинами, через которые могут внедряться

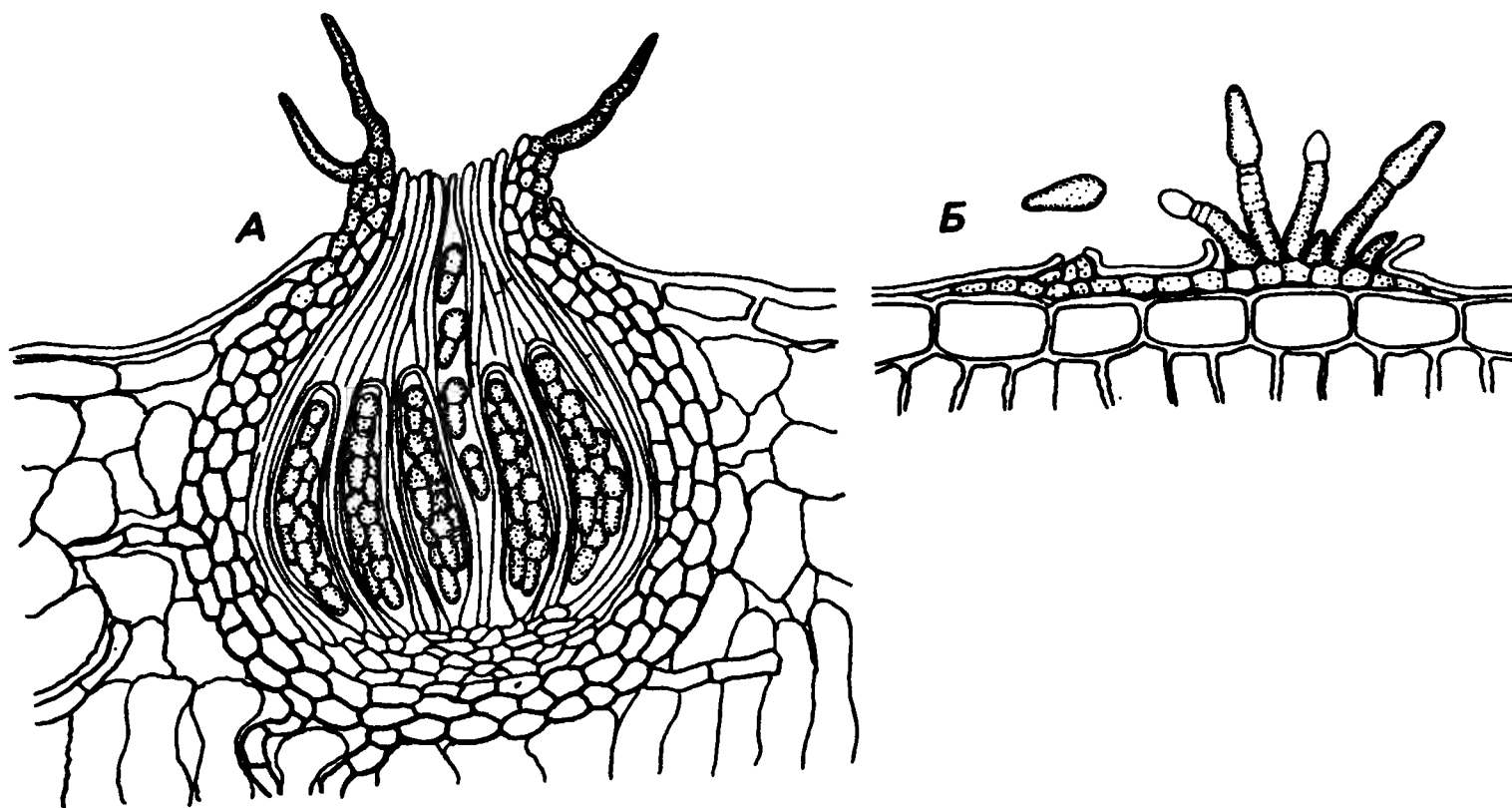


Рис. 144. *Venturia inaequalis*. А. Срез плодового тела (псевдотеция) телеоморфы с сумками, парафизами и щетинками выводного отверстия. Б. Срез конидиального ложа ($\times 250$; по Müller, von Arx, 1962)

возбудители гнилей. Болезнь прогрессирует при хранении плодов, вызывая их потери и на этой стадии.

Дальнейшее развитие гриба происходит после опадения листьев осенью. Вся их ткань на земле пронизывается мицелием; из отдельных клеток гиф образуются зачатки плодовых тел, которые путем деления клеток постепенно увеличиваются. Внутри них дифференцируются женские половые клетки (аскогоны), оплодотворяемые ядрами совместимого партнера извне (см. с. 216) и прорастающие в аскогенные гифы; сумки образуются «крючком». Аскомы развиваются, как у *Nectria haematocossa* (см. с. 228 и рис. 117), только их выводной канал менее дифференцирован и возникает путем лизиса их наружной стенки. Аскоспоры, как правило, созревают во время распускания дерева-хозяина.

Округлые аскомы с выводными отверстиями, как у Venturiaceae, образуют и представители других семейств этого порядка; в частности, Pleosporaceae (например, *Leptosphaeria nodorum*, анаморфа *Septoria nodorum* — важнейший возбудитель септориоза пшеницы; *L. maculans*, анаморфа *Phoma lingam* — возбудитель сухой стеблевой гнили видов *Brassica*).

Лихенизированные Verrucariaceae, иногда вместе с несколькими более мелкими семействами выделяемые в порядок Verrucariales, внешне и по развитию плодовых тел похожи на Venturiaceae и Pleosporaceae, однако четко отличаются от них по строению стенок аском.

К Dimeriaceae относятся битуникатные аскомицеты с шаровидными аскомами, растущие на поверхности листьев или на экстраматриально заселяющих их аскомицетах (например, Meliolales). Тропический вид *Eutela chioccae* (рис. 145, А) покрывает листья хозяина бурым мицелием. Из

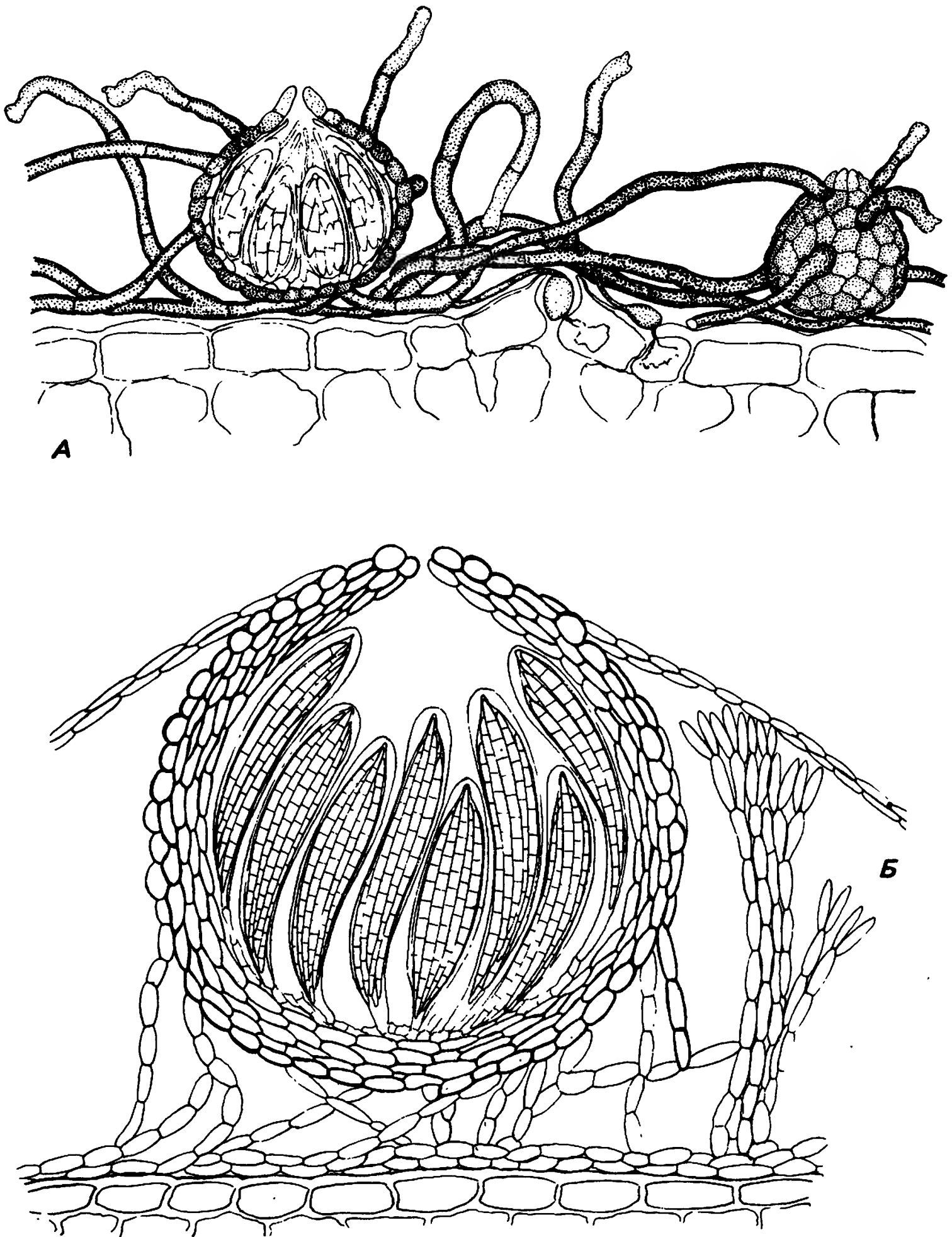


Рис. 145. А. Срез участка листа *Chiocca racemosa* (Rubiaceae), заселенного *Eumela chioccae*, Б. Срез плодового тела *Limacinia nivalis* на ветви черники ($\times 500$; А: по Müller, von Arx, 1962; Б: по Müller E., Sydowia 18 [1965] 86—105)

апрессориев (см. рис. 19, с. 51) или строматоподиев (заякоренных в устьицах клубков гиф) растут гифы, которые внедряются в замыкающие клетки и образуют там гаустории (рис. 20, см. с. 51). Округлые, перитециевидные плодовые тела сидят в поверхностном мицелии группами.

Carpodiaceae (грибы сажистой плесени) также заселяют поверхность

листьев, но питаются не паразитически, а используют растительные выделения или секрет тлей. За счет грибного налета листья выглядят как бы покрытыми сажей. Гифы *Carpodiaceae* обычно с регулярными перетяжками у поперечных перегородок, а их плодовые тела часто покрыты микелиальной кожицей (см., например, *Limacinia nivalis* рис. 145, Б). Некоторые виды этого семейства формируют различные конидиальные спороношения.

В других группах с более или менее шаровидными асками развивающиеся пучками сумки растворяют внутри них полости (локулы) и при созревании располагаются плотно упакованными параллельно друг другу или в виде розетки. К этим грибам относятся, например, роды *Mycosphaerella* и *Dothidea* с клубневидными стромами и округлыми полостями аском (локулами) в них, а также *Leptosphaerulina australis* (рис. 118, см. с. 256).

Своеобразно развиваются аскомы у *Myriangium duriaei*. В основании они образованы тканью из нежных клеток и окружены темной коркой. В дистальной части дифференцируются фертильные участки, где из оплодотворенных аскогонов растут дикариотичные гифы, пронизывающие строми. Из отдельных дикариотичных клеток, беспорядочно распределенных по аскоме, развиваются шаровидные битуникатные сумки (как у *Cookella microscopica*, рис. 146). За счет разрыва и отшелушивания покровных слоев строма они последовательно попадают на ее поверхность и там опорожняются. Для *Myriangiaceae* типичны сумки, располагающиеся поодиночке в собственных полостях, которые либо беспорядочно разбросаны по всей фертильной части, либо развиваются в виде слоя. Это се-

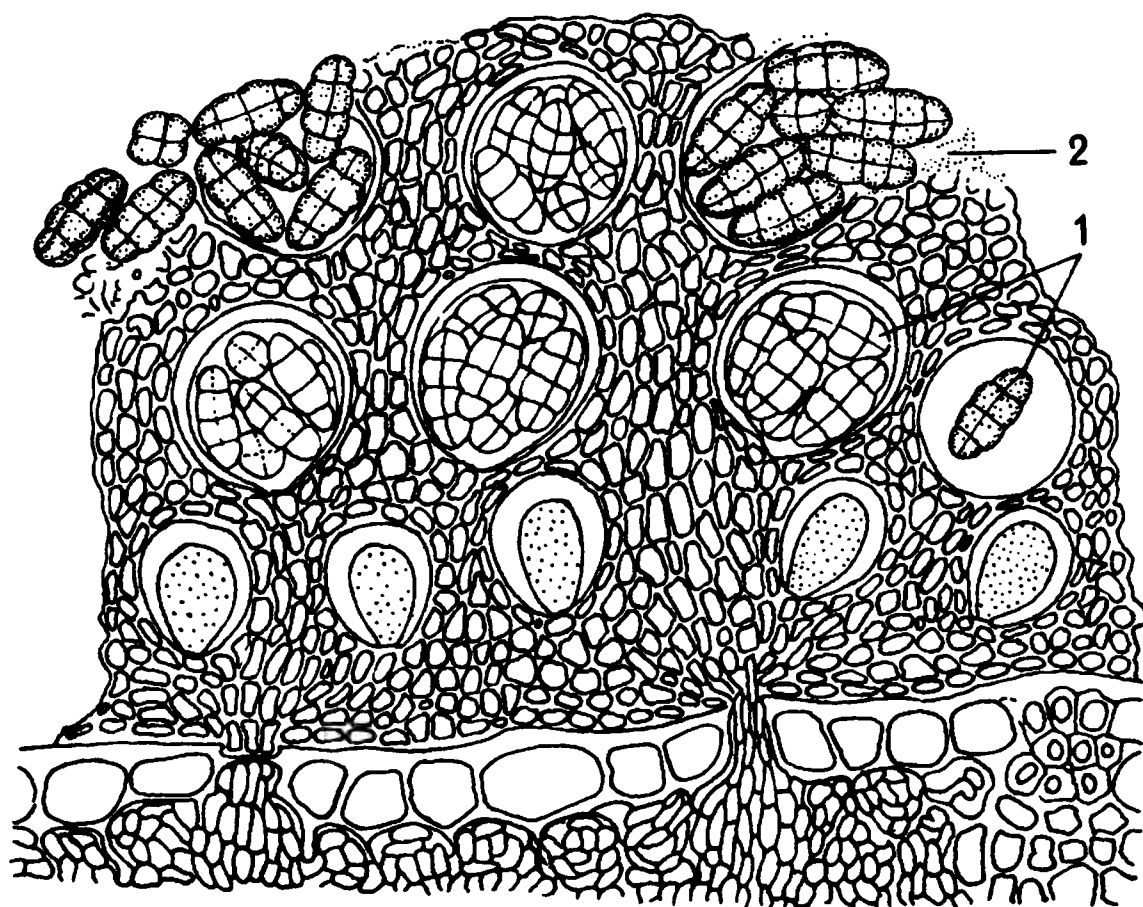


Рис. 146. *Cookella microscopica* (Dothideales). Срез плодового тела. Сумки (1) находятся в индивидуальных полостях и высвобождаются после разрушения покровных слоев плодового тела (2) ($\times 300$; по von Arx J. A., Persoonia 2 [1963] 421—475)

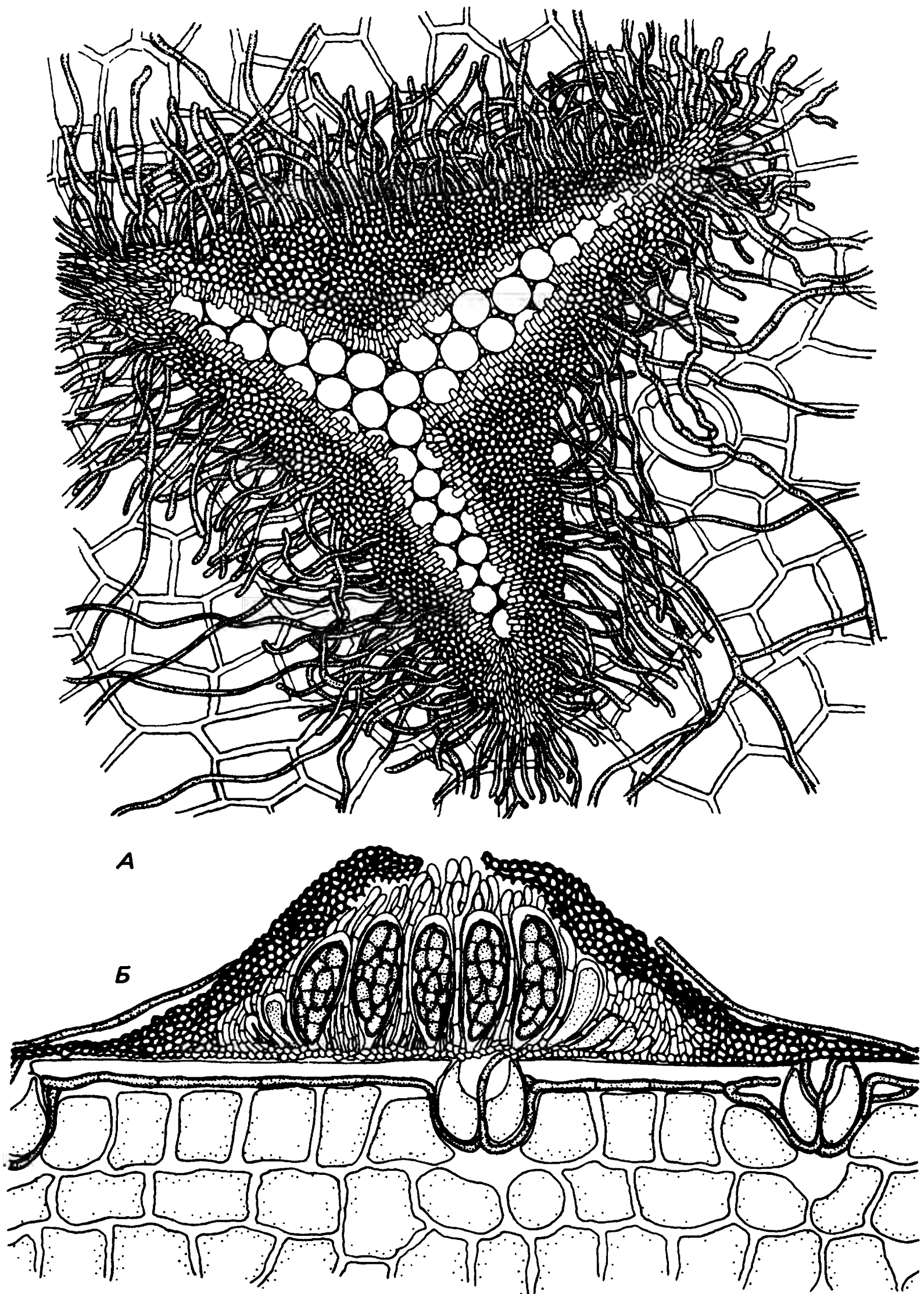


Рис. 147. *Lembosina gontardii* на толокнянке. А. Вид сверху плодового тела с выводным аппаратом и обнажившимися сумками. Б. Плодовое тело в разрезе ($\times 450$; по Müller E., Nova Hedwigia 6 [1963] 147—149)

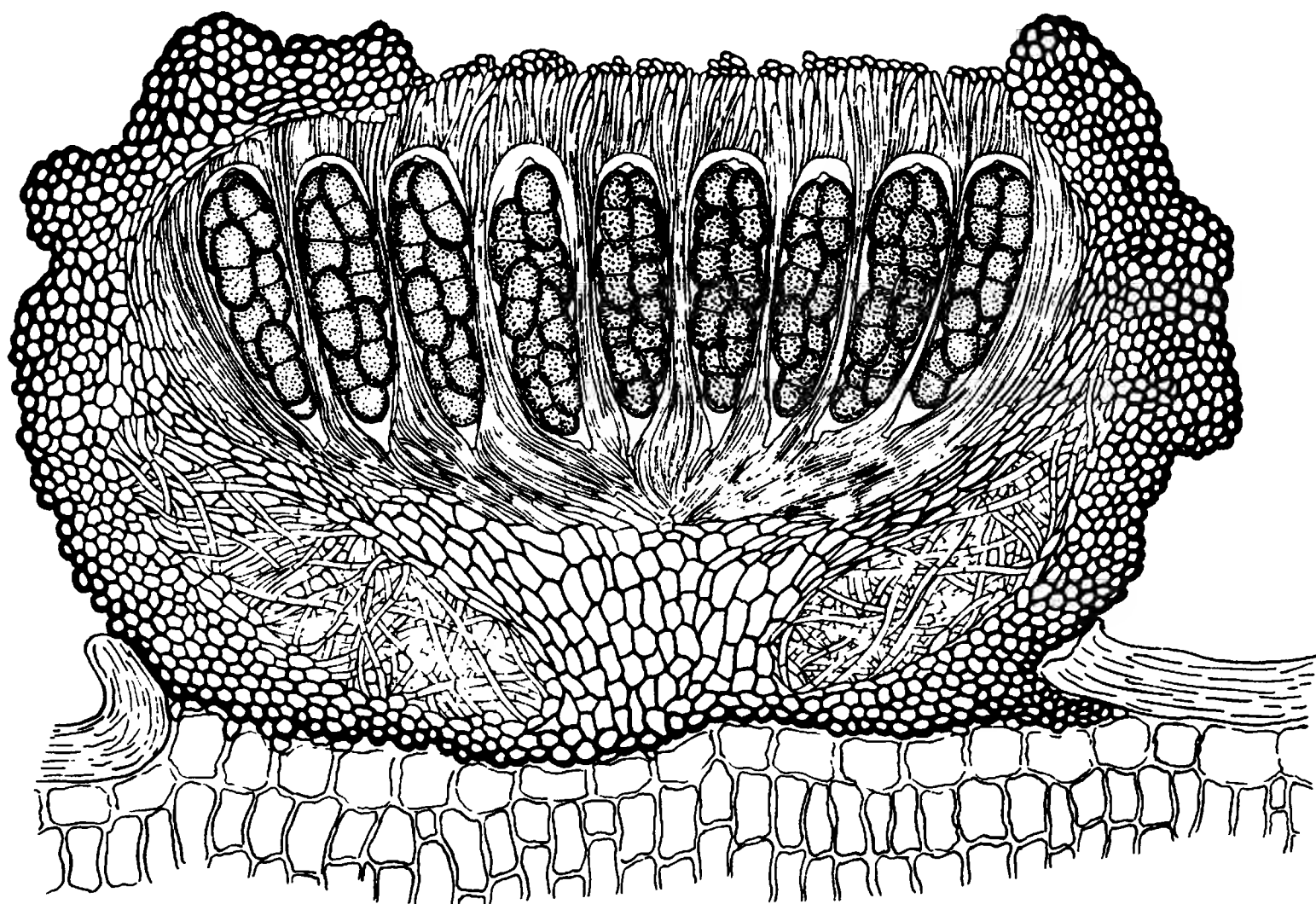


Рис. 148. *Holmiella sabina*. Срез апотециевидного плодового тела ($\times 200$; по Müller, von Arx, 1962)

мейство распространено прежде всего в теплых областях. Его представители часто паразитируют на насекомых-кокцидах или растениях (например, *Elsinoe veneta* — на молодых побегах малины).

Грибы семейств Parmulariaceae и Asterinaceae — паразиты растений с апотециевидными или щитовидными аскомами. Некоторые из них живут внутри хозяев, а их спороношения позже прорываются наружу; другие же обрастают хозяев мицелием, и аскомы здесь с самого начала поверхностные. Питание обеспечивается интраматриальным мицелием или гаусториями (см. с. 55). *Lembosina gontardii* (рис. 147) — один из немногих представителей этих групп в северной умеренной зоне. Битуникатные формы с апотециевидными аскомами относятся также к семейству Patellariaceae, например паразит можжевельника *Holmiella sabina* (рис. 148) и грибы лишайников из рода *Rhizocarpon*, в частности ризокарпона географического (*Rh. geographicum*), растущего на голом кислом каменистом субстрате.

Basidiomycota

Этот отдел, объединяющий примерно 30% всех известных видов грибов, вероятно, филогенетически развивался параллельно Ascomycota (см. с. 205), с которыми у него много общих морфологических признаков и особенностей жизненного цикла. Орган, гомологичный сумке,—

базидия; это также типичное место кариогамии, мейоза и дифференцировки базидиоспор, происходящей, однако, не внутри, а на особых выростах (стеригмах) и часто считающейся экзогенным спорообразованием, как в случае односпоровых спорангиол или мероспорангиев зигомицетов (см. с. 197). Наряду с одноклеточными встречаются и септированные базидии; иногда дифференцировка базидиоспор подавлена, и вместо них после мейоза развиваются расселительные структуры, соответствующие конидиям.

Как и у *Ascomycota*, вегетативный рост осуществляют регулярно септированные гифы или почкующиеся клетки. Иногда дрожжевидная форма соответствует гаплоидной, а мицелий — дикариотичной фазе, которая у *Basidiomycota*, как и у аскомицетов порядка *Taphrinales* (см. с. 212), трофически самостоятельна. Дикариотичный мицелий возле септ иногда образует пряжки (см. с. 219), а его клетки соединены между собой специфичными для отдельных групп порами. Клеточные стенки состоят из нескольких слоев (у *Ascomycota* — из двух) и содержат хитин и глюканы. Почкование дрожжевидных клеток происходит либо путем прорыва стенки материнской клетки с образованием как бы воротничка, либо голобластически-симподиально (рис. 188, см. с. 306).

Мы делим *Basidiomycota* на два класса: *Ustomycetes* и *Basidiomycetes*; их отличительные признаки сопоставлены в табл. 24 (см. с. 192).

Ustomycetes

Как и у *Basidiomycota*, у устомицетов в клеточных стенках несколько узких слоев из хитина, глюканов, маннана и других полисахаридов. В их жизненном цикле три последовательные фазы развития: гаплоидная (чаще всего почкующиеся клетки), дикариотичная (трофически самостоятельный, септированный мицелий) и диплоидная. Около септ дикариотичного мицелия, как правило, находятся пряжки (см. с. 219). Поры септ простые, как у аскомицетов (рис. 9, см. с. 34), однако тельца Воронина (см. с. 33) отсутствуют. Плодовые тела неизвестны. Мейоспорангии возникают из характерных толстостенных головневых спор (устоспор, иногда называемых также хламидоспорами), развивающихся внутри (интеркалярно) или на концах (терминально) дикариотичных гиф, иногда возле пряжек. В них происходит кариогамия; они сравнимы с клетками-ножками тафриномицетид (см. с. 212). Хотя мейоспорангий гомологичен сумке и базидии, спорообразование протекает иначе, поэтому его называют промицелием. После мейоза он делится поперечно на четыре клетки, как базидии *Uredinales* (см. с. 292), однако базидиоспоры не образуются. Вместо них от его клеток отпочковывается несколько конидий (споридий, рис. 149, А, Б). Они размножаются почкованием (рис. 188, Б) или попарно копулируют, давая дикарион. Иногда образуются копуляционные мостики между клетками промицелия (рис. 149, В).

К устомицетам относятся фитопатогенные головные грибы (*Ustilagi-*

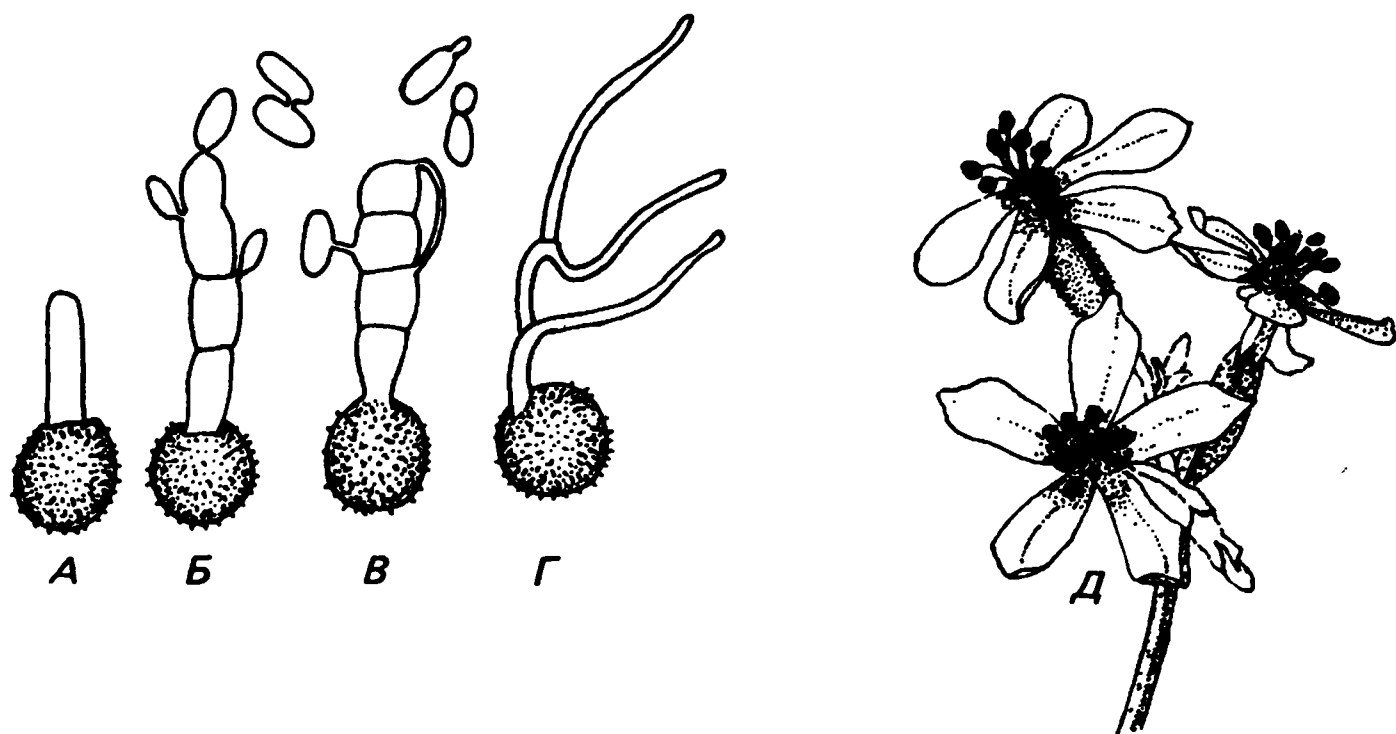


Рис. 149. Прорастание головневых спор. *A — B.* Образование споридиев у устимицета *Ustilago*. *Г.* Прорастание гифами у *Ustilago*. *Д.* Внешний вид *Ustilago violacea* на смолевке (*A — Г:* $\times 500$; *Д:* $\times 0,5$; *A — Г:* по Blumer; *Д:* по Poelt J., Jahh H., Sammlung Naturk. Tafeln, Mitteleuropäische Pilze, hrsg. E. Cramer, Hamburg, 1963)

nales, за исключением Tilletiales, ср. с. 280), а также некоторые сапробионты с анаморфами из группы Sporobolomycetales (ср. с. 305), предварительно объединяемые в семейство Rhodosporidiaceae.

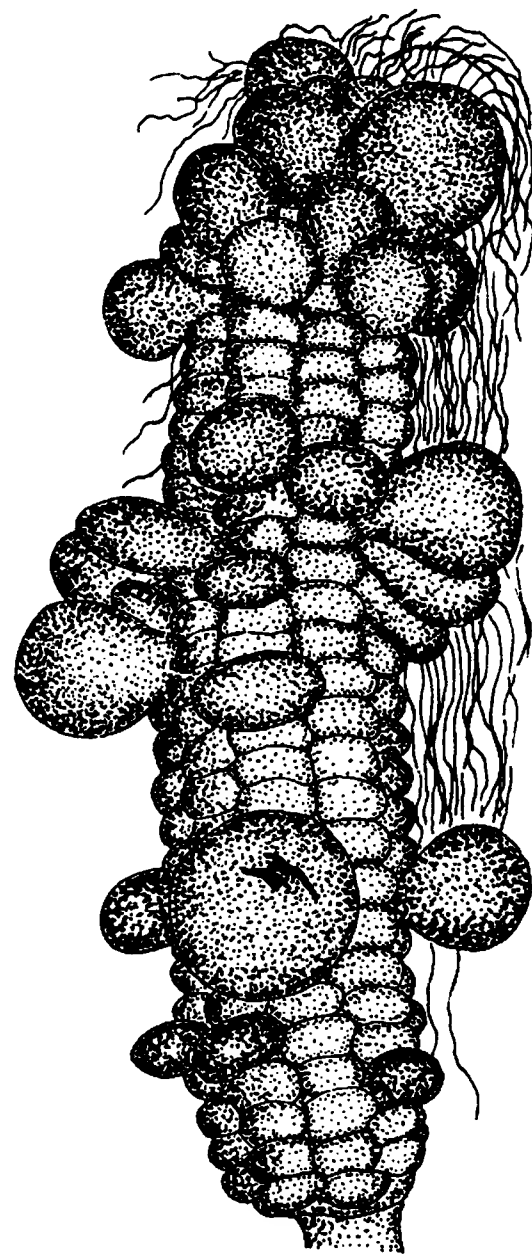
Из этого класса следует исключить Filobasidiaceae (ср. с. 289), которые, наряду с прочим, четко отличаются своими септальными порами.

Ustilaginales. Возбудитель головни пыльников гвоздичных *Ustilago violacea* развивает скопления фиолетово-бурых головневых спор в пыльниках своих хозяев вместо пыльцы. У смолевки двудомной (*Silene dioica*) инфицируются чаще всего всходы. Головневые споры, приставшие к семенам, прорастают одновременно с последними. Сперва внутри спор происходит кариогамия, затем образуется проростковая гифа, в ней идет мейоз, и она превращается в четырехклеточный промицелий, соответствующий базидии. Из каждой его клетки развивается эллипсоидный тонкостенный споридий (гаплоидная почкующаяся клетка); споридии попарно копулируют, и возникающий дикариотичный мицелий внедряется в ткани проростка. Не вызывая симптомов, он разрастается между клетками растения и доходит до цветков. В пыльниках ткань хозяина резорбируется, и клетки гиф превращаются в головневые споры. В чисто женских цветках гриб стимулирует рост зачатков тычинок, которые в норме здесь не развиваются, и цветки становятся внешне обоеполыми. Однако и в них вместо пыльцы образуются головневые споры, а семяпочки недоразвиваются (рис. 149, *B*).

U. violacea поражает множество видов гвоздичных и распадается на многочисленные специфичные относительно хозяев таксоны, иногда носящие самостоятельные названия. Другие головневые грибы также вызывают болезни, затрагивающие лишь определенные органы растений. Например, *U. maydis* — пузырчатую головню кукурузы (рис. 150).

От схемы развития, представленной для *U. violacea*, существуют от-

Рис. 150. Початок кукурузы, пораженный *Ustilago maydis* (пузырчатая головня) ($\times 4$; по Dietel)



клонения. Так, споридий может копулировать с клеткой пробазидии, или две совместимые клетки промицелия сливаются между собой (рис. 149, В). У возбудителя пыльной головни пшеницы *U. tritici*, образующего в завязях хозяина скопления головневых спор, рассеиваемых повсюду во время цветения, последние прорастают септированными, слабо разветвленным мицелием, и копуляция происходит между его гифами.

К Ustilaginales относится несколько сотен видов, поражающих покрытосеменные. Они факультативно биотрофны и размножаются на лабораторных питательных средах почкующимся мицелием. Ранее объединявшиеся с ними Tilletiales сильно отличаются как морфологически, так и по особенностям своего развития, и сейчас отнесены к базидиомицетам, поскольку явно примыкают к другим группам этого подкласса (см. с. 280).

Rhodosporidiaceae. *Rhodosporidium sphaerocarpum* — сапробионт, чаще всего обитающий в морской воде; он размножается вегетативно почкующимися клетками, образующими оранжевые или красноватые колонии (*Rhodotorula*, см. с. 305). При определенных условиях питания два совместно культивируемых совместимых штамма могут дать начало телеофазе. При соприкосновении друг с другом двух почкующихся клеток (рис. 151, 1) между ними образуется короткий мостик (рис. 151, 2); ядро клетки, детерминированной как мужская, переходит в женскую клетку, которая прорастает дикариотичной гифой и образует ограниченный в размерах таллом из разветвленных гиф с пряжками. Из пряжек (рис. 151, 3)

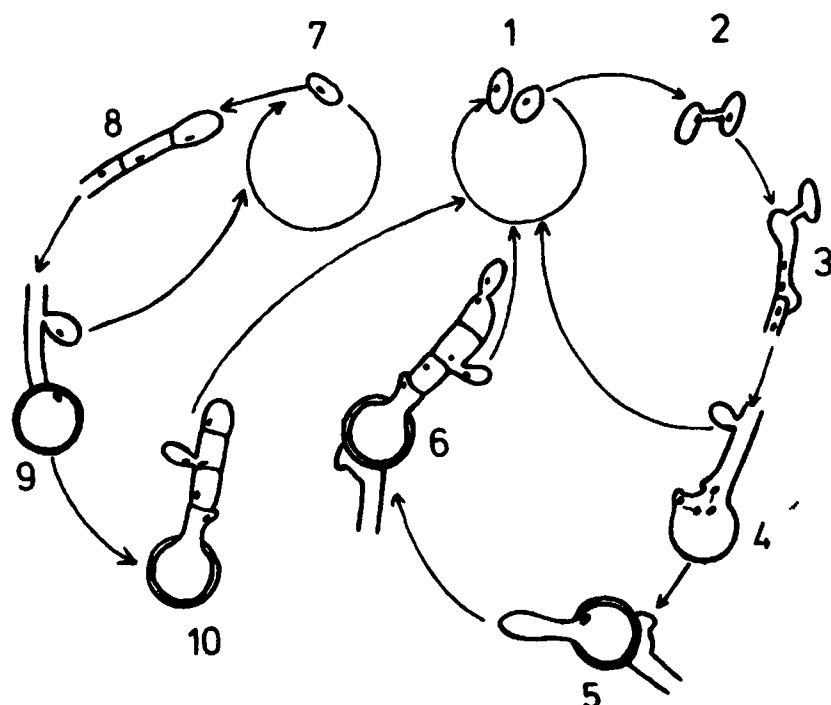


Рис. 151. Схема развития *Rhodosporidium sphaerocarpum*: 1 — почкующиеся клетки двух разных культивируемых штаммов; 2 — плазмогамия; 3 — дикариотичный мицелий (с пряжками); 4 — развитие пробазидии; 5 — прорастание пробазидии; 6 — пробазидия с базидиевидным промицелием и споридиями; 7 — почкующаяся клетка штамма, способного к непосредственной споруляции; 8 — одноядерный мицелий без пряжек; 9 — образование пробазидий и бластоконидий; 10 — проросшая пробазидия со споридием (по Newell S. Y., Fell J. W., Mycologia 62 [1970] 272—281)

или концов гиф развиваются толстостенные буроватые пробазидии (рис. 151, 4), в которых протекает кариогамия. Пробазидии размножаются почкованием или при определенных внешних условиях образуют базидиевидный промицелий (рис. 151, 6). Споридии из его клеток либо опять дают почкующуюся колонию, либо копулируют с совместимым партнером. Однако определенные штаммы гриба переходят непосредственно (без видимого оплодотворения) в зиготазу (рис. 151, 7—10); на ее почкующейся мицелии пряжек не обнаружено.

Таким образом, существенных отличий от Ustilaginales в развитии таких грибов нет. Оранжевая или красноватая окраска колоний почкующихся клеток у *Rhodosporidium* обусловлена, как и у несовершенных видов *Rhodotorula*, каротиноидами. Своеобразен у последних и хитиноманнанный состав клеточной стенки (ср. табл. 12, с. 86). Обе эти особенности присущи им наряду со *Sporobolomycetaceae* (см. с. 305), ныне часто с ними объединяемыми. Сам род *Sporobolomyces* в отдельных случаях образует телеоморфу, отнесенную к роду *Aessosporon*.

Basidiomycetes

Базидиомицеты после обычно короткой гаплофазы и соматогамии между клетками гиф или спорами развивают дикариотичный вегетативный мицелий, который питается самостоятельно. Морфологически дифференцированные половые клетки отсутствуют (исключение — ржавчинные грибы). Гифы, как и у аскомицетов, регулярно септированные, их клетки

разделены долиповыми септами (рис. 9, Г, Д, см. с. 34). Разнообразие плодовых тел едва ли не больше, чем у аскомицетов. В некоторых группах базидиомы достигают значительных размеров и массы до нескольких килограммов.

А. Телеоморфы

1. Плазмогамия. Поскольку морфологически дифференцированные половые органы отсутствуют, половое размножение у базидиомицетов начинается с перехода ядра и плазмы (плазмогамии) от одной гаплоидной клетки к другой (соматогамия). Место перехода обычно строго не фиксировано; иногда оплодотворение происходит уже у проростковых гиф базидиоспор. Только в некоторых случаях, например у ржавчинных грибов, в нем участвуют специальные воспринимающие гифы и спермации (мелкие конидиеподобные мужские клетки). В противоположность большинству аскомицетов дикариотичный мицелий, возникающий в результате оплодотворения, питается самостоятельно. Гаплоидная фаза в цикле развития многих базидиомицетов короткая, почти все развитие таллома происходит у них в дикариофазе. Иногда, например у разнохозянных ржавчинных грибов (см. с. 294), трофические потребности и паразитические свойства гаплоидной и дикариотной фаз различны, что приводит к поражению разных по систематическому положению растений.

2. Плодовые тела (базидиомы). Хотя дикариофаза у базидиомицетов как и у аскомицетов, служит предпосылкой полового размножения, никакой непосредственной связи между плазмогамией и образованием телеоморфы нет. Индукция спороношения зависит скорее от внешних условий (например, питания, климатических факторов) и может повторяться неограниченное число раз у одного развитого дикариона. Соответственно единственная плазмогамия способна дать начало многим миллиардам базидиоспор.

В простейшем случае у базидиомицетов нет плодовых тел, и мейоспорангии образуются из клеток гиф, распределяясь поодиночке или небо-

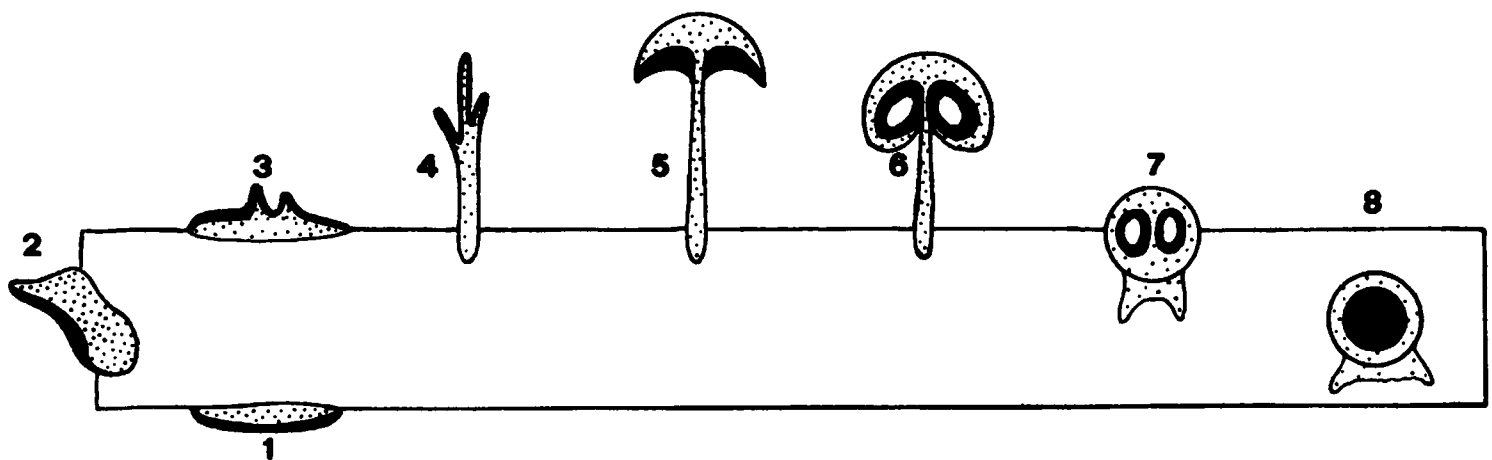


Рис. 152. Типы базидиом (схематично): 1 — кортициоидный; 2 — стереоидный; 3 — одонтоидный; 4 — клавариоидный; 5 — агарикоидный; 6 — секотиоидный; 7, 8 — гастроидный. Гимений показан черным (по Oberwinkler F. in Frey W. et al.)

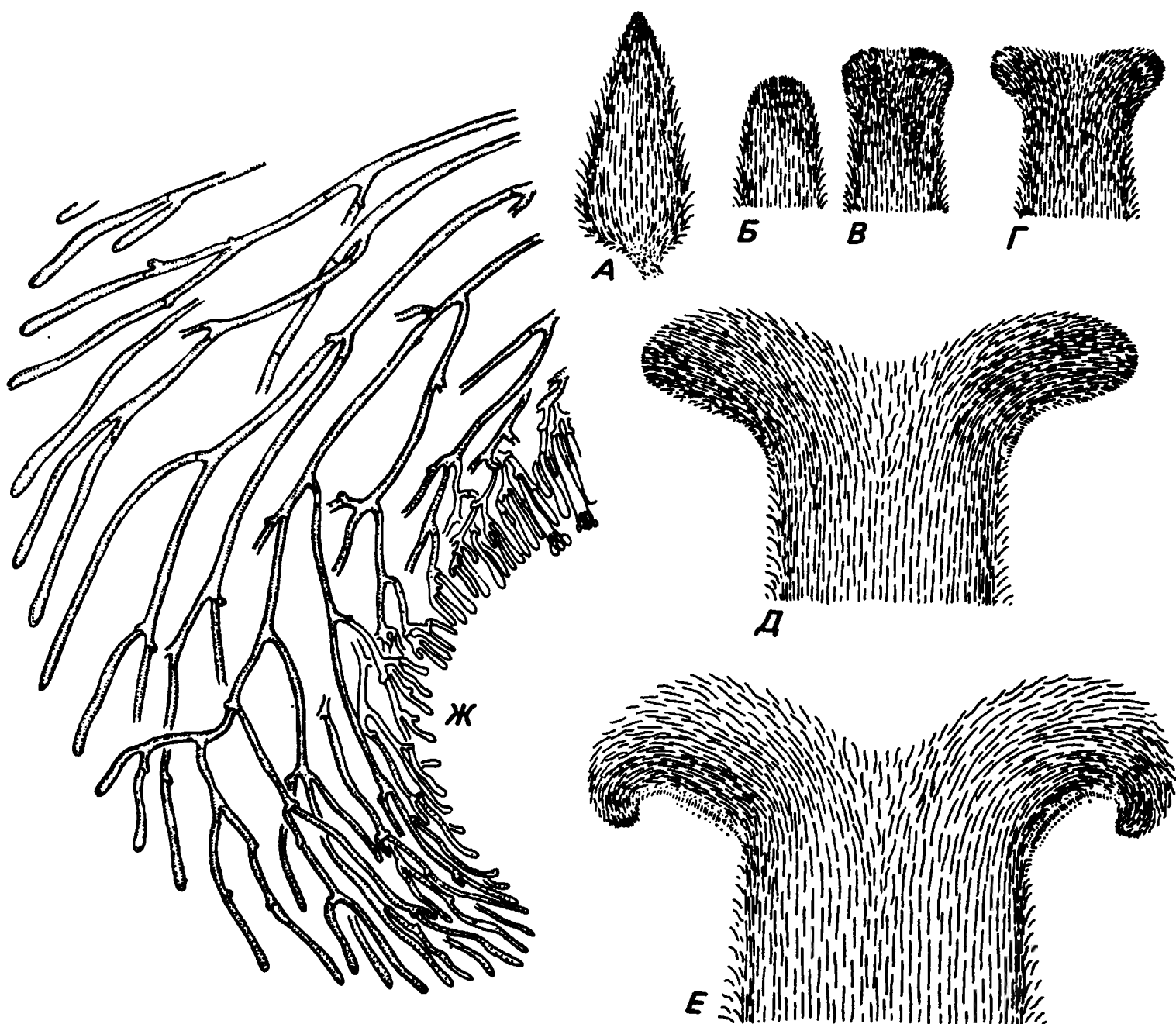


Рис. 153. *Cantharellus infundibiliformis* (Aphyllorphorales). Развитие плодового тела: А — примордий; Б, В — утолщение вершины примордия; Г — Е — образование шляпки; Ж — начало образования базидий на нижней стороне шляпки (А — Е: $\times 20$; Ж: $\times 120$; по Corner E. J. H. Monograph of cantharelloid fungi, Oxford Univ. Press 1960)

льшими пучками по таллому. Несколько более развито кортициоидное плодовое тело, покрывающее субстрат (чаще всего древесину или почву) тонким слоем из гиф и мейоспорангиев (рис. 152, 1). Если подобная корка отходит сбоку от субстрата, базидиома становится консолевидной (стереоидной, рис. 152, 2); формирование ножки еще больше приподнимает гимений и дает клавариоидное или шляпочное (агарикоидное) плодовые тела (рис. 152, 3, 4). В других случаях гимений остается закрытым оболочками (секотиодная или гастроидная базидиомы, рис. 152, 5—8). Часто такое развитие сопровождается увеличением гимения, а значит, и числа мейоспорангиев, путем формирования сетчатой системы «вен», шипов, пор, трубочек (соответственно мерулоидное, гидноидное, пороидное и болетоидное плодовые тела) или пластинок.

У более сложных базидиом можно различить несколько типов развития. Гимнокарпный, например, у сородича желтой лисички *Cantharellus infundibiliformis*, начинается с группировки разрастающихся в почве дикариотичных гиф сперва в шаровидный, а позже в булавовидный примордий

плодового тела (рис. 153, А). Последний относительно быстро поднимается над поверхностью почвы, расширяется на вершине (рис. 153, Б, В) и образует подобие зонтика (рис. 153, Г, Д), постоянно увеличиваясь в размерах. На нижней стороне шляпковидной верхушечной части последовательно (изнутри наружу) появляются пучки базидий (рис. 153, Е, Ж). Здесь же постепенно формируются гребни, которые в конечном итоге напоминают пластинки *Agaricales*.

Гемиангиокарпный тип развития — у мухомора *Amanita muscaria* и поплавка *Amanitopsis vaginata* (рис. 166, см. с. 284). Гифы также сперва группируются в примордии, но окружаются кожистыми оболочками (общим покрывалом — *velum universale* и частным покрывалом — *velum parziale*), которые позже по мере роста плодового тела разрываются и обнажают гимений. При ангиокарпном развитии такие оболочки (чаще всего жесткие) сохраняются до созревания спор, а затем вскрываются заранее закладывающейся порой (например, у *Lycoperdales*, см. с. 287) или просто рвутся.

Наконец, псевдангиокарпное развитие сначала совпадает с гимнокарпным, однако постепенно край шляпки заворачивается к ножке, и их гифы переплетаются. При разрыве связи на краю шляпки остается быстро исчезающее кольцо.

Базидиомы состоят из разных слоев ткани. Опорную функцию выполняет трама внутри шляпок и пластин *Agaricales*, в центре шипиков у *Hydnpaseae* или между порами у трутовиков. Она состоит из дикариотичных гиф, возле септ которых часто наблюдаются пряжки. Следующий слой — гименофор, дающий гимений из базидий (см. с. 270) и стерильных клеток (см. с. 275).

3. Образование базидий. Различают три типа образования базидий.

а) *Пряжкой*. Если образование пряжек (см. рис. 107, с. 220) известно лишь у немногих видов аскомицетов, у базидиомицетов это почти обязательный предварительный этап формирования базидии. И напротив, крючки (см. с. 219) здесь неизвестны. Пряжки не столь тесно связаны с базидиями, как крючки — с сумками. Вероятно, у некоторых видов (например, *Paullicorticium anasatum*, рис. 154) пряжки дают их всегда, но у множества других возникают при образовании каждой поперечной стенки внутри плодового тела, а у третьей группы находятся вообще у каждой септы дикариотичных гиф. В отдельных случаях пряжки формируются парами или мутовками, а иногда снова прорастают в боковые гифы.

Образование пряжек происходит по схеме, приведенной на рис. 107.

б) *Почкованием*. У некоторых базидиомицетов нет пряжек; базидии у них возникают из концевых клеток или боковых «почек» дикариотичных гиф.

В пределах мелких групп, очевидно, родственных между собой базидиомицетов одни виды могут образовывать пряжки, другие же нет. Так, у *Paullicorticium allantosporum* типичный мицелий с пряжками (рис. 154,

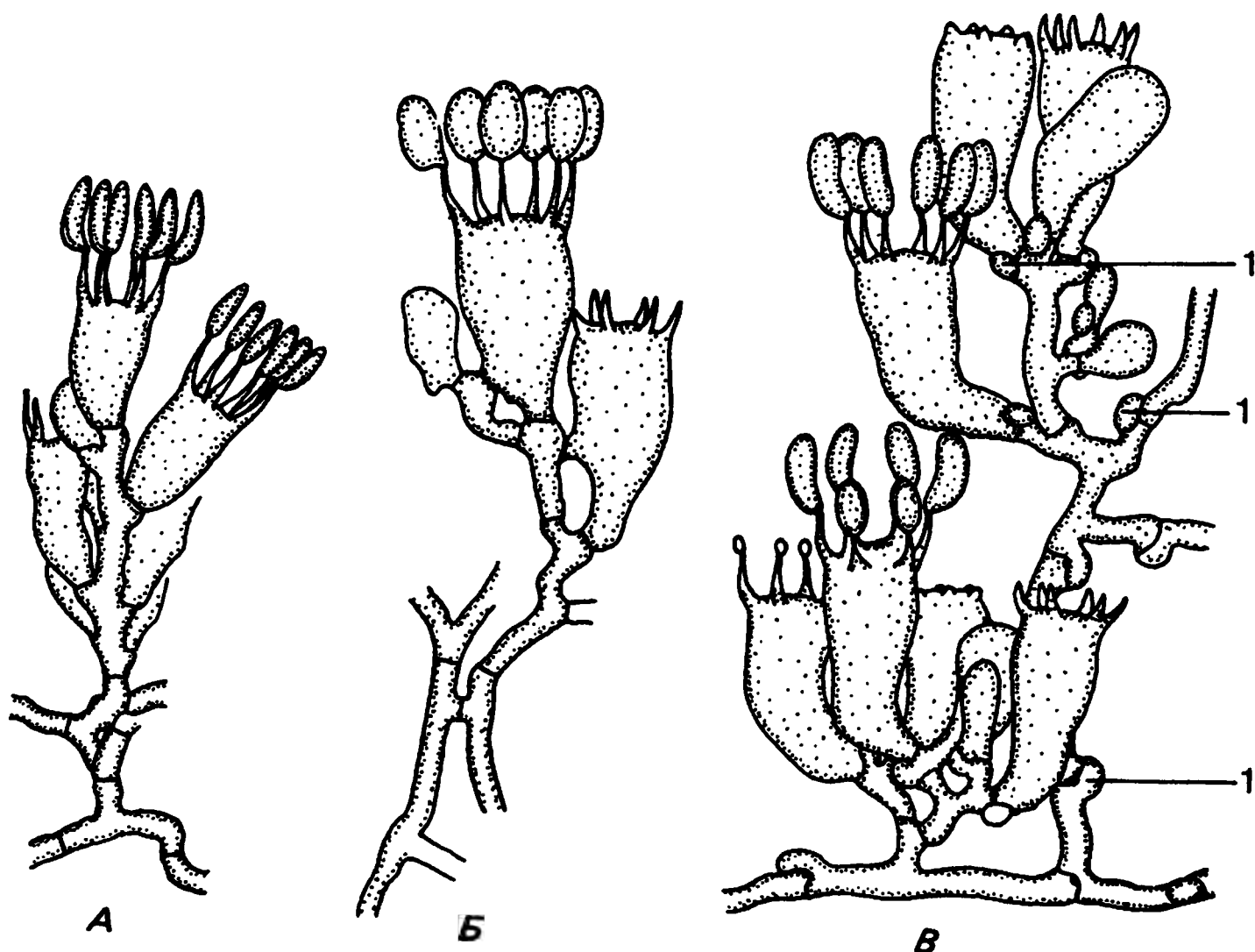


Рис. 154. Образование базидий у трех видов рода *Paullicorticium* (Aphyllorphorales). А. *P. pearsonii*; (без пряжек). Б. *P. anasatum*; пряжки (1) только у основания базидий. В. *P. allantosporum*; пряжки (1) у всех поперечных перегородок толстого дикариотного мицелия ($\times 500$; по Oberwinkler F., Sydowia 19 [1965] 1—72)

В), у *P. anasatum* они наблюдаются только непосредственно под базидиями (рис. 154, Б), а у *P. pearsonii* полностью отсутствуют (рис. 154, А), что считается регрессивным признаком.

в) *Пробазидиальный тип*. В пределах Septobasidiales (см. с. 219) базидии (которая тогда называется метабазидией) может предшествовать пробазидия, где происходит кариогамия. У *Helicogloea* (рис. 155) это просто выпячивание терминальной клетки дикариотичной гифы, а у *Uredinella coccidiophaga* она характерной формы (рис. 156) с утолщенными клеточными стенками. У ржавчинных грибов функцию пробазидии выполняют телеитоспоры (см. с. 294); если они многоклеточные, то в каждой клетке происходит кариогамия. Только позже пробазидии прорастают базидиями. Такой тип соответствует образованию проаска у Taphrinales среди аскомицетов.

4. Типы базидий. Как и сумки, базидии разнообразны по строению и поведению, однако их филогенетическое развитие шло совсем иным путем; наиболее бросается в глаза образование наряду с несептированными септированных базидий.

а) *Голобазидия*. У одноклеточной базидии (голобазидии) споры образуются в верхней части (рис. 157, 2—3). Различия состоят в ориентации фигур ядерного деления. Если веретено первого этапа мейоза располагае-

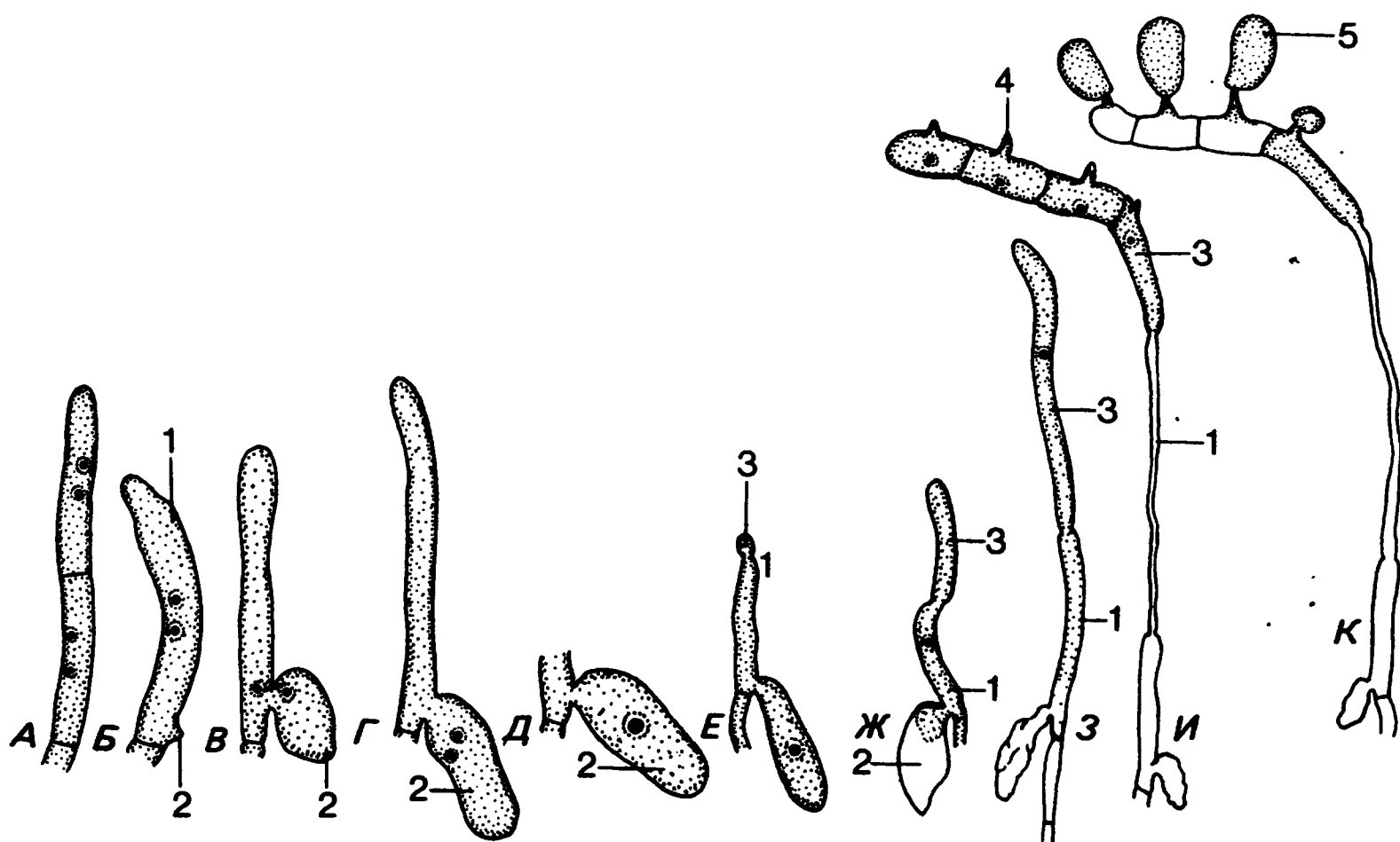


Рис. 155. Развитие базидии у *Helicogloea lagerheimii* (Septobasidiales). А. Конеч дикариотичной гифы с двуклеточными клетками. Б. У основания концевой клетки (1) выпячивается пробазидия (2). В, Г. Перемещение клеточных ядер в пробазидию. Д. Пробазидия после кариогамии. Е. Рост базидии (3) из вершины терминальной гифальной клетки (1). Ж, З. Перемещение диплоидного ядра и плазмы из пробазидии (2) в базидию (3). И. Молодая базидия после мейоза и септирования; образование стеригм (4). К. Зрелая базидия с базидиоспорами (5); пробазидия опорожнена ($\times 500$; по Baker G. E., Ann. Missouri Bot. Gard. 23 [1923] 69—128)

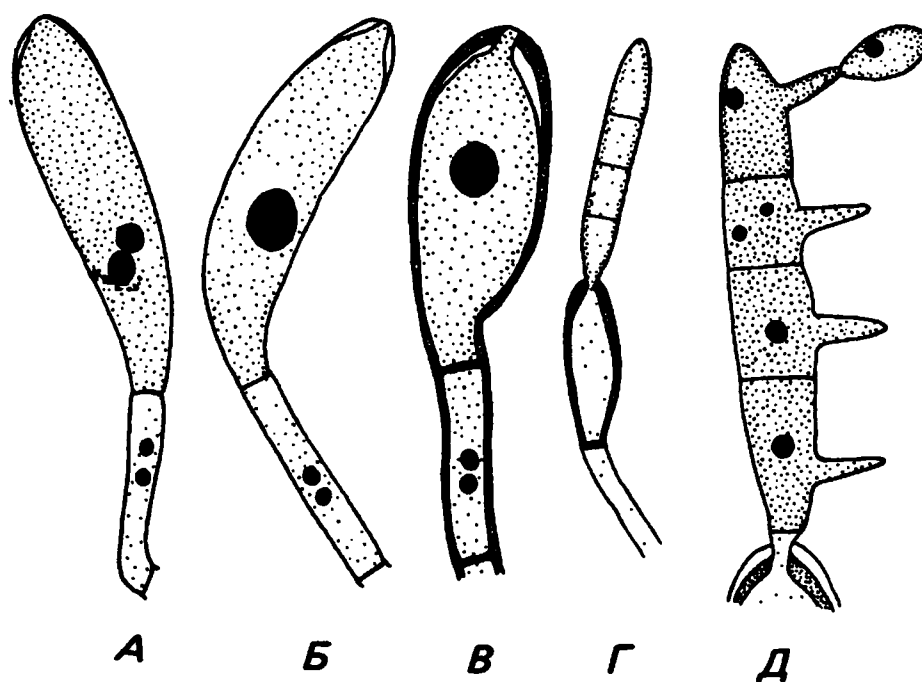


Рис. 156. Развитие базидии у *Uredinella coccidiophaga* (Septobasidiales). А. Концевая клетка дикариотичной гифы с двумя гаплоидными ядрами. Б. Молодая пробазидия после кариогамии. В. Зрелая пробазидия с толстыми клеточными стенками. Г. Прораствание пробазидии базидией. Д. Базидия после мейоза. В верхней клетке уже произошел митоз; одно из дочерних ядер переместилось в молодую базидиоспору, а другое осталось на месте и дегенерирует ($\times 650$; по Couch J. N., Mycologia 29 [1937] 665—673)

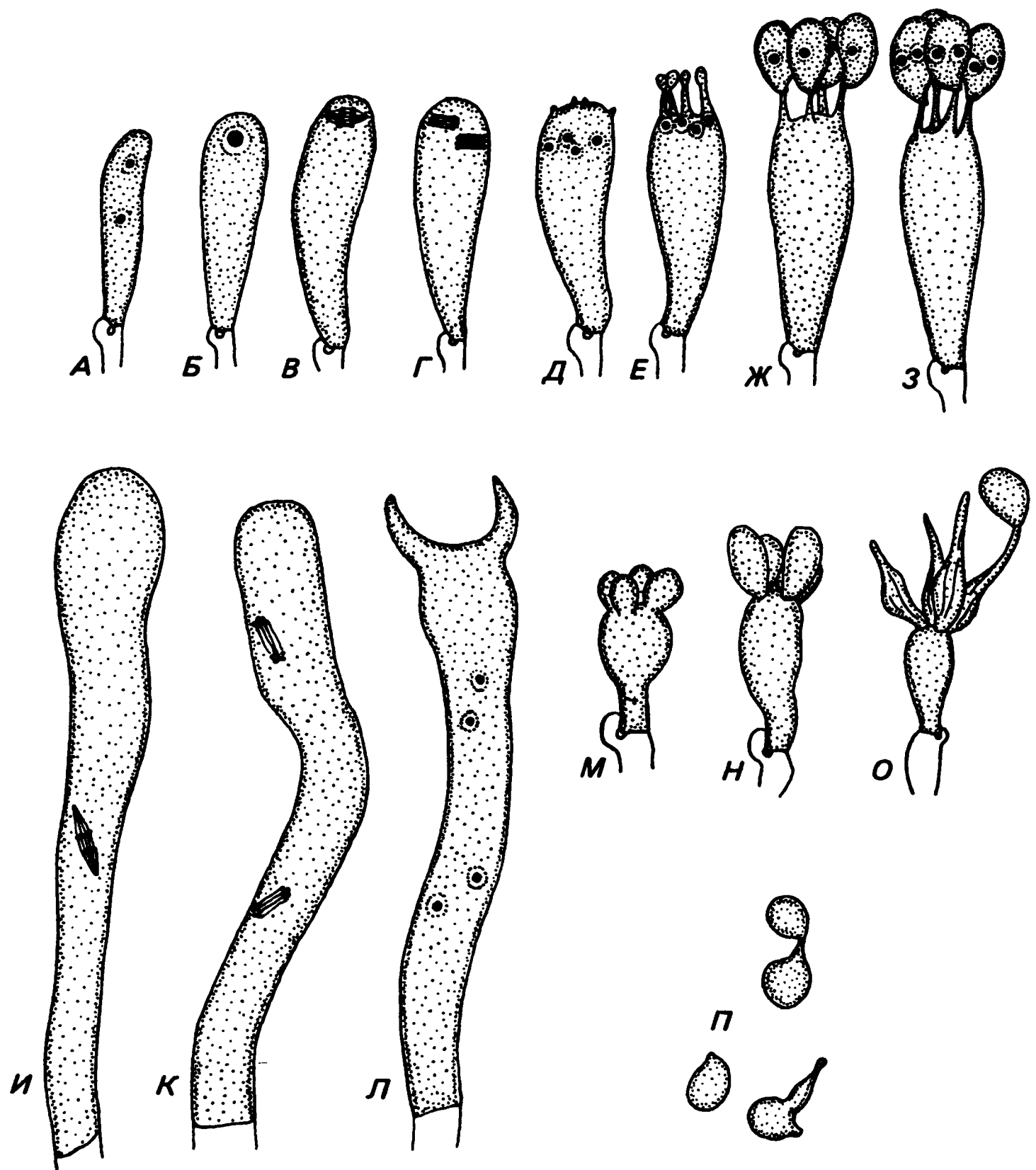


Рис. 157. Типы базидий “Holobasidiomycetidae”. *A—Z. Flammula dilepis* (Agaricales) с хиастическими базидиями. *A.* Молодая, еще дикариотичная базидия. *Б.* Базидия после кариогамии. *В, Г.* Два деления мейоза. *Д, Е.* Образование стеригм. *Ж.* Образование базидиоспор, в которые переходят ядра, возникшие в результате мейоза. *З.* Базидиоспоры; каждая с двумя ядрами после дополнительного митоза. *И—Л. Clavaria cristata* (Aphyllorphorales) со стихическими базидиями. *И, К.* Базидия во время мейоза (два этапа деления). *Л.* Базидия после мейоза и образования стеригм. *М—П. Gloeotulasnella traumatica* (Tulasnellales). *М—Н.* Молодая базидия с образующимися стеригмами, которые отшнуровываются поперечной перегородкой от метабазидии (*Н*). *О.* Зрелая базидия; часть стеригм уже без спор. *П.* Прорастающие базидиоспоры с вторичными спорами ($\times 500$; *A—З:* по Banerjee S., Nandi B., *Caryologia* **15** [1962] 357—366; *И—Л:* по Juel H. O., *Act. Reg. Soc. Sci. Upsal. ser. IV.*, 4, Bd. 6 [1916] 1—40; *М—П:* по Olive L. S., *El. Mitchell Sci. Soc.* 62 [1946] 65—71)

тся примерно в середине клетки и параллельно ее оси, базидию называют **стихической** (стихобазидия); тогда у веретен второго деления мейоза обычно явно различная ориентация, однако они никогда не бывают в верхней части базидии (например, у *Clavaria cristata*, рис. 157, *И—Л*).

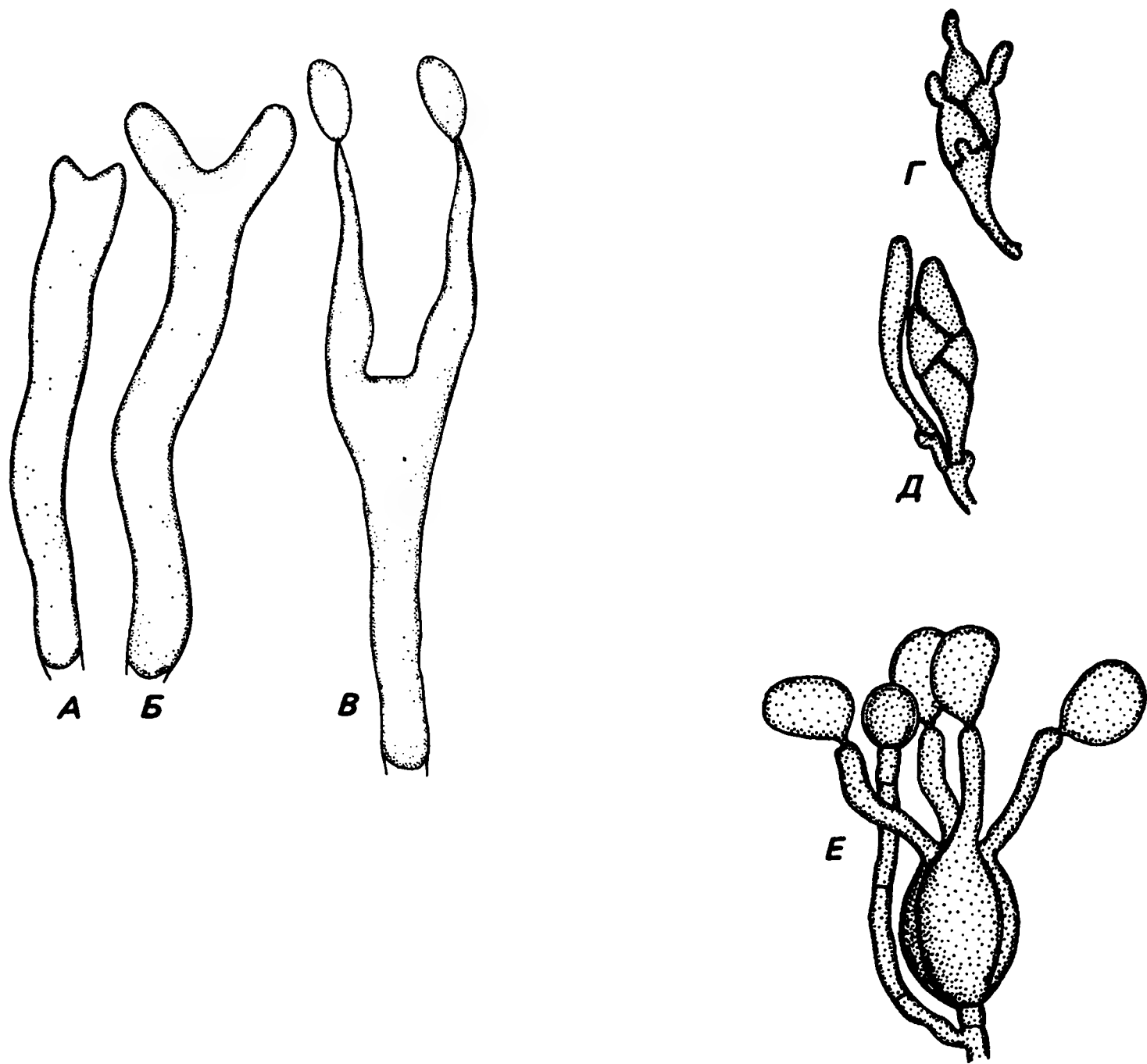


Рис. 158. *A — B.* Три стадии развития базидии *Dacrymyces nigrescens*. *B.* Зрелая базидия со стеригмами, каждую из которых можно подразделить на протостеригму и спикulum (на вершине); базидиоспоры сидят на спиккуле. *Г, Д.* Промежуточный тип базидии (*Atractobasidium corticioides*) с косым септированием. *Е.* *Sebacina incrustans* (Tremellales) ($\times 500$; *A — B:* по Lowy B., Bull., Torrey Bot. Cl. 81 [1954] 300—304; *Г, Д:* по Martin G. W., Bull., Torrey Bot. Cl. 62 [1935] 339—343; *Е:* по Oberwinkler F., Ber. Bayer. Bot. Ges. 36 [1936] 41—55)

В **хиастической базидии** (хиастобазидии), наоборот, оба этапа мейотического деления происходят в верхней части клетки, как правило, примерно на одной высоте, а оба веретена перпендикулярны оси (например, у *Flammula dilepis*, рис. 157, *A—Г*). Одноклеточны и несколько иначе устроены базидии Tulasnellales с часто толстыми стеригмами, которые позднее иногда отделяются поперечными перегородками от основной части базидии (рис. 157, *М—П*), а также вильчато разветвленные базидии Dacrymycetales (рис. 158, *A—B*).

б) Фрагмобазидия. Септированная базидия также бывает стихической или хиастической в зависимости от того, образуются перегородки перпендикулярно (например, у *Helicogloea lagerheimii*, рис. 155, *И, К*) или параллельно ее оси (например, у *Sebacina incrustans*, рис. 158, *Е*). Такие базидии чаще всего состоят из четырех, изредка — из большего числа клеток; образование стенок следует непосредственно за мейозом.

Между всеми типами известны переходы: у фрагмобазидии не появляются септы, у голобазидии со временем образуются поперечные перегородки, иногда септы проходят косо (например, у *Atractobasidium corticioides*, рис. 158, Г, Д).

5. Спорообразование. В базидии, как правило, происходит мейоз и очень часто предшествующая ему кариогамия. Иногда, как и у аскомицетов, за мейозом следует митоз, и в базидии образуется восемь ядер. Однако здесь значительно реже из них развивается восемь базидиоспор. Обычно созревает только четыре, причем иногда гаплоидные ядра попарно распределяются по базидиоспорам, а в другом случае половина ядер внутри базидии дегенерирует. В отличие от аскомицетов споры дифференцируются не внутри клетки, а на выростах базидии — стеригмах. Часто те подразделяются на протостеригму и спикulum (рис. 158, А—В). У *Schizophyllum commune* (Agaricales) базидиоспора вырастает из утолщения на вершине стеригмы; два ядра из базидии переходят в молодой спорый пузырь, основание которого окружено стенкой стеригмы, как бокальчиком.

Многие базидиомицеты активно отстреливают базидиоспоры (баллистоспоры), однако с силой и соответственно на расстояние (0,1—0,2 мм), которые достаточны лишь для переноса спор с поверхности гимения в поток воздуха. Незадолго до отстреливания у рубчика базидиоспоры образуется капля (punctum lacrymans) (*Schizophyllum commune*, рис. 159), увеличивающаяся в размерах и сбрасываемая вместе с ней. Электронномикроскопические исследования показывают, что эта капля окружена клеточной стенкой (продолжением стенки стеригмы, рис. 159). При быстром накоплении здесь жидкости спора отрывается от спиккула и таким образом высвобождается.

Вероятно, это не единственный возможный механизм. У грибов с пластинчатым и трубчатым гименофором базидиоспоры не попадают непосред-

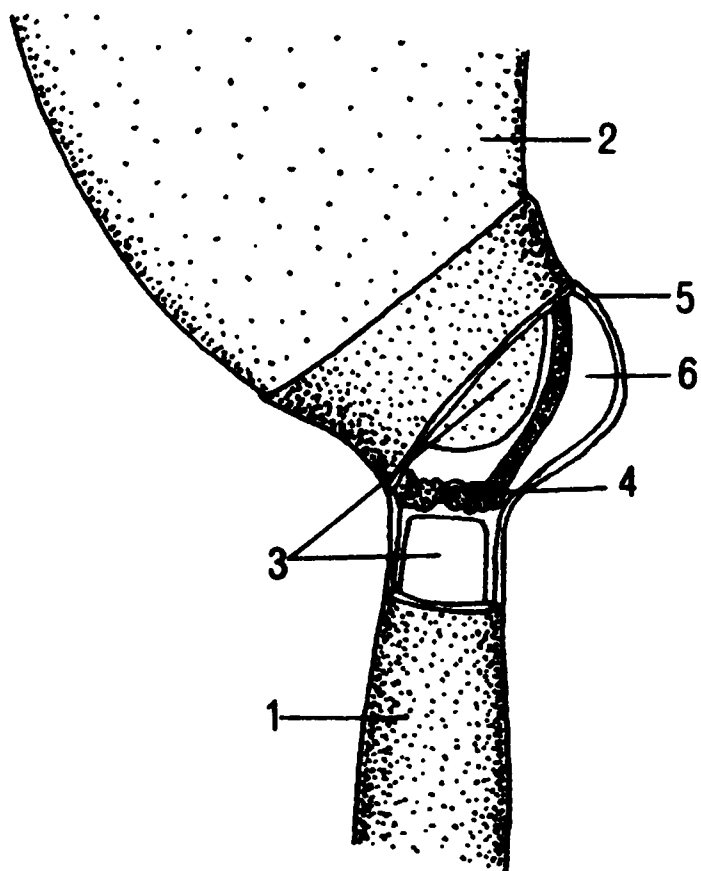


Рис. 159. Механизм отбрасывания базидиоспоры у *Schizophyllum commune* (Aphyllorphorales): 1 — стеригма; 2 — базидиоспора (баллистоспора); 3 — эктопласт; 4 — рубчик (hilum); 5 — растянувшаяся стенка стеригмы; 6 — капля жидкости ($\times 3500$; по Wells K., Mycologia 57 [1965] 236—261)

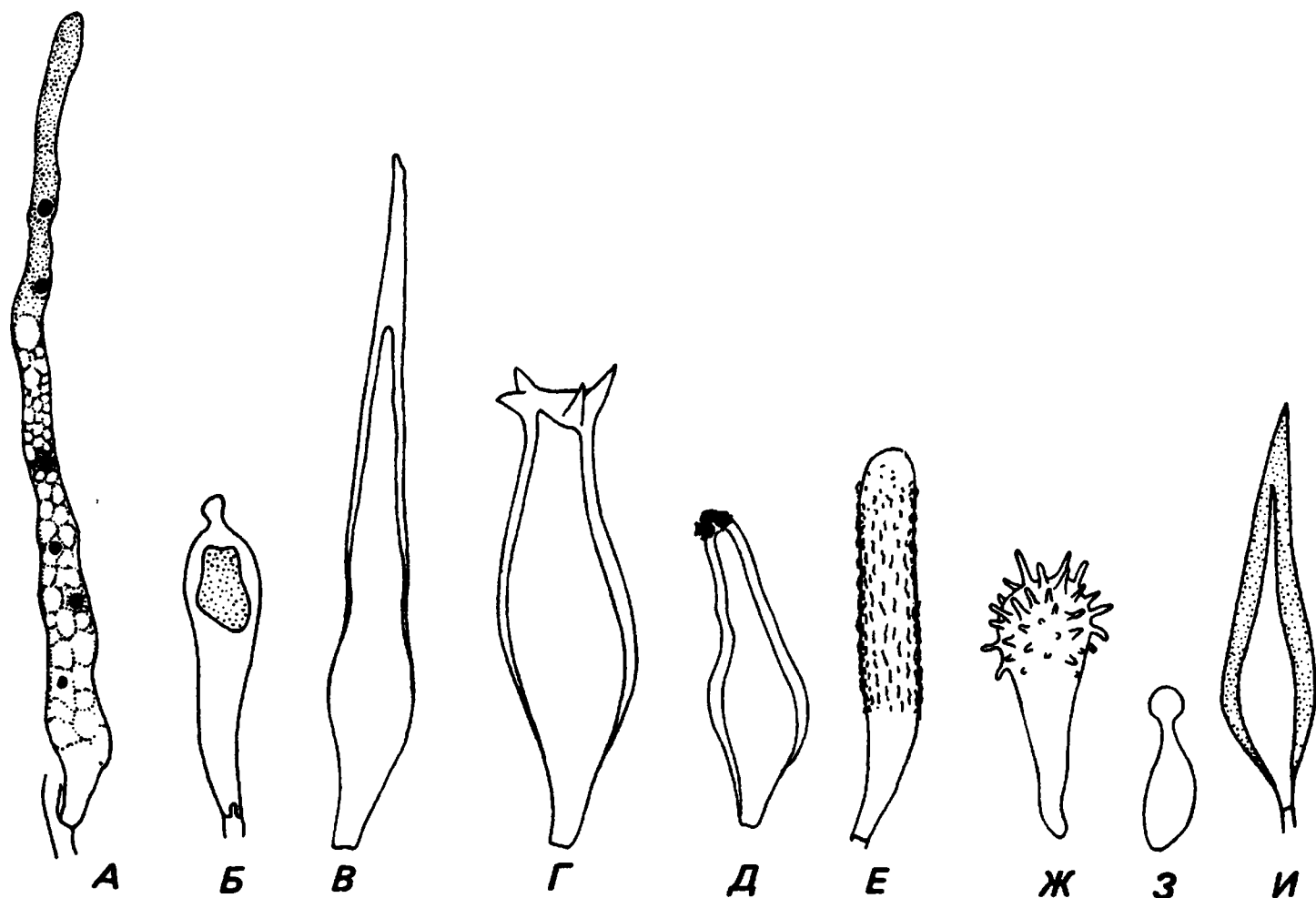


Рис. 160. Стерильные элементы гимения: *A* — глеоцистида *Peniophora livida*; *B* — глеоцистида *Pholiota squarrosa*; *V* — гимениевая цистида (лампроцистида) *Peniophora livida*; *Г* — то же у *Pluteus cervinus*; *Д* — то же у *Inocybe geophylla* (с кристаллами на вершине), *Е* — гимениальная цистида (лептоцистида) *Geopetalum carbonarium*; *Ж* — то же у *Mycena galericulata* (хейлоцистида); *З* — то же у *Conocybe tenera*; *И* — щетинка (seta) *Hohenbuehelia petaloides* (*A* — *Ж*, *И*: $\times 500$; *З*: $\times 250$; *A*, *B*: по Whelden R. M., Am. J. Bot. 23 [1936] 539—545; *B*, *Г*, *Д*, *Ж* — *И*: по Horak; *Е*: по Romagnesi H. Les Russules. Bordas 1967, 998 p.)

редственно в поток воздуха. Дистанция отстреливания рассчитана у них таким образом, чтобы они долетали до центра трубки или соответственно середины просвета между пластинками, а оттуда свободно выпадали наружу.

6. Прорастание спор у большинства базидиомицетов происходит проростковыми гифами, которые развиваются в мицелий. Широко распространено прорастание неоднократным (репетитивным) почкованием, как у *Taphrinomycetidae* из аскомицетов. При этом целым порядком свойствен либо один, либо другой тип; репетитивное прорастание среди голобазидиальных грибов типично, например, для *Exobasidiales*, *Tulasnellales* и *Dacrymycetales*, среди фрагмобазидиальных — для *Tremellales*, *Auriculariales* и *Septobasidiales*.

7. Стерильные клетки гимения, развивающиеся в нем у базидиомицетов наряду с базидиями, раньше почти всегда называли цистидами. Однако их развитие, морфология и функции неодинаковы, поэтому следует применять разные термины. К сожалению, номенклатура здесь еще запутана.

Стерильные гифальные элементы, происходящие из внутренней части (трамы) плодового тела и сохраняющие неспециализированный облик,

называют гифидами. Они относятся к спороносной системе базидиомы, часто встречаются в молодом гимении еще до базидий и иногда плотно упакованы параллельно друг другу; на конце бывают густо разветвлены (дендро-, или дихогифиды) или же внешне сходны с вегетативными гифами (гаплогифиды).

Настоящие цистиды развиваются либо совместно с базидиями в субгимении (гимениальные цистиды), либо в более глубоких слоях плодового тела (трамальные цистиды); последние отличаются от гифид своим характерным, не гифоподобным строением и появляются, как правило, одновременно с базидиями. Сокопроводящие цистиды с маслянисто-смолистым содержимым называют глеоцистидами; чаще всего они трамальные (псевдоцистиды). Если цистиды тонкостенные, говорят о лептоцистидах, если у них толстые, стекловидные, часто ломкие стенки, — о лампроцистидах (рис. 160).

Часто толстостенные щетинки (*setae*) возникают в субгимении и отчетливо выступают над базидиями (рис. 160, *И*).

Б. Анаморфы

По сравнению с аскомицетами бесполое спороношение у грибов этого отдела менее четко отделено от половых (исключение — *Uredinales*), поэтому в прошлом (насколько вообще были известны) редко получали собственные названия и, как правило, не попадали в группу “*Fungi imperfecti*” (см. с. 294). Однако и среди базидиомицетов они почти столь же часты, разнообразны и специфичны для вида или группы, как и среди сумчатых грибов (Kendrick, 1979). Они развиваются не только, как у них, в гаплоидной фазе, но даже чаще в дикариотичной (например, рис. 162).

В. Систематика

Традиционно классификация базидиомицетов основывается на двух различных принципах в зависимости от значения, придаваемого тем или иным признакам. Практически удобно подразделение по морфологии базидий на подклассы *Holobasidiomycetidae* (с голобазидиями) и *Phragmobasidiomycetidae* (с фрагмобазидиями). Однако все более становится ясно, что эта система недостаточно отражает естественное родство. Подразделение на *Homobasidiomycetidae* и *Heterobasidiomycetidae*, по-видимому, более биологично. К *Heterobasidiomycetidae* относят порядки с репетитивным прорастанием базидиоспор (см. с. 275), обычно с фрагмобазидиями, вздутыми стеригмами и студенистыми базидиомами. Однако, поскольку у некоторых *Holobasidiomycetidae* такое же прорастание спор, а, кроме того, следует учитывать и другие группы признаков (например, септальные поры), эта классификация также спорна. Пока более целесообразно отказаться от объединения порядков в подклассы.

Более раннее выделение порядков по форме базидий и базидиом се-

йчас также вызывает сильные споры. Они идут прежде всего вокруг крупных порядков Agaricales s.l. (пластинчатые грибы, включая трубчатые = Boletales) и Aphyllophorales (непластинчатые). Развитие от очень простых (корковых) до сложных (агарикоидных, гастроидных) базидиом (см. с. 267), скорее всего, шло в нескольких не зависимых друг от друга эволюционных линиях, что следует учитывать при классификации. Пересмотр системы базидиомицетов уже идет, однако пока убедительные результаты получены лишь для немногих групп, поэтому мы придерживаемся здесь традиционного подхода. С учетом всего этого следует пользоваться табл. 30, содержащей краткие и неполные данные о рассматриваемых порядках.

Таблица 30. Порядки Basidiomycetes

Порядок	Базидия	Плодовое тело	Классификация по	
			базидии	прорастанию спор
Aphyllophorales	Голобазидия	Распростертое, корковое, консолевидное, булавовидное, шляпочное, ветвистое и т. д.	Голобазидиомицеты, «гименомицеты»	Гомобазидиомицеты
Agaricales	—”—	Пластинчатая или трубчатая (Boletales) шляпка на центральной или боковой ножке	—”—	—”—
Lycoperdales	—”—	Булабовидное или шаровидное с камерами внутри, выстланными закрытым гимением	Голобазидиомицеты, «гастеромицеты»	—”—
Sclerodermatales	Голобазидия без стеригм	Клубневидное с камерами внутри, выстланными закрытым гимением	—”—	—”—
Nidulariales	Голобазидия	Бокаловидное с перидиолами внутри	—”—	—”—
Phallales	—”—	Молодое — более или менее шаровидное; позже часть его разрастается, обнажая плодущий слой	—”—	—”—
Exobasidiales	—”—	Обширный спороносный слой	Голобазидиомицеты, паразиты растений	Гетеробазидиомицеты
Dacrymycetales	Несептированная базидия с вильчатой вершиной	Корковое, часто студенистое, с открытым гимением	Голобазидиомицеты	—”—

Продолжение таблицы 30

Порядок	Базидия	Плодовое тело	Классификация по	
			базидии	прорастанию спор
Tulasnellales	Несептированная базидия со вдутыми стеригмами	Корковое, с открытым гимением	—”—	—”—
Tilletiales	Голобазидия без стеригм	Скопления пробазидий (головневых спор)	—”—	—”—
Tremellales	Продольно септированная базидия (фрагмобазидия)	Корковое, пустуловидное, иногда на ножке, булабовидное и т. д.; часто студенистое	Фрагмобазидиомицеты	—”—
Auriculariales	Поперечно септированная базидия (фрагмобазидия)	Пустуловидное, в форме ушной раковины, булабовидное, на ножке, студенистое	—”—	—”—
Septobasidiales	—”—	Распростертое, корковое, в симбиозе со щитовками	Фрагмобазидиомицеты, паразиты животных	—”—
Uredinales	—”—	Скопления пробазидий (телейтоспор)	Фрагмобазидиомицеты, паразиты растений	—”—

Exobasidiales. *Exobasidium vaccinii-uliginosi* поражает голубику, стимулируя ее усиленный рост; инфицированные побеги длиннее, листья на них крупнее и толще, чем у здоровых растений; часто присутствие гриба приводит к красному окрашиванию затронутых органов. На срезе можно различить тонкие межклеточные дикариотичные гифы. По мере разрастания мицелий уплотняется между эпидермой и губчатой тканью и образует узкие базидии. Последние растут между клетками к нижней стороне листа, прорывают пучками кутикулу (рис. 161) и дают часто обширное поверхностное спороношение, различимое макроскопически по матово-белой окраске. Базидии стихические (см. с. 273), несут от двух до четырех стеригм; удлиненные, часто септированные базидиоспоры слабо изогнуты, прорастают репетитивно, образуя сперва, как *Taphrina*, дрожжевидный почкующийся мицелий.

Грибы этого порядка (включая Brachybasidiales) — паразиты цветковых растений Северного полушария, преимущественно — вересковых. Они вызывают у хозяев гипертрофию тканей, ведьмины метлы, иногда

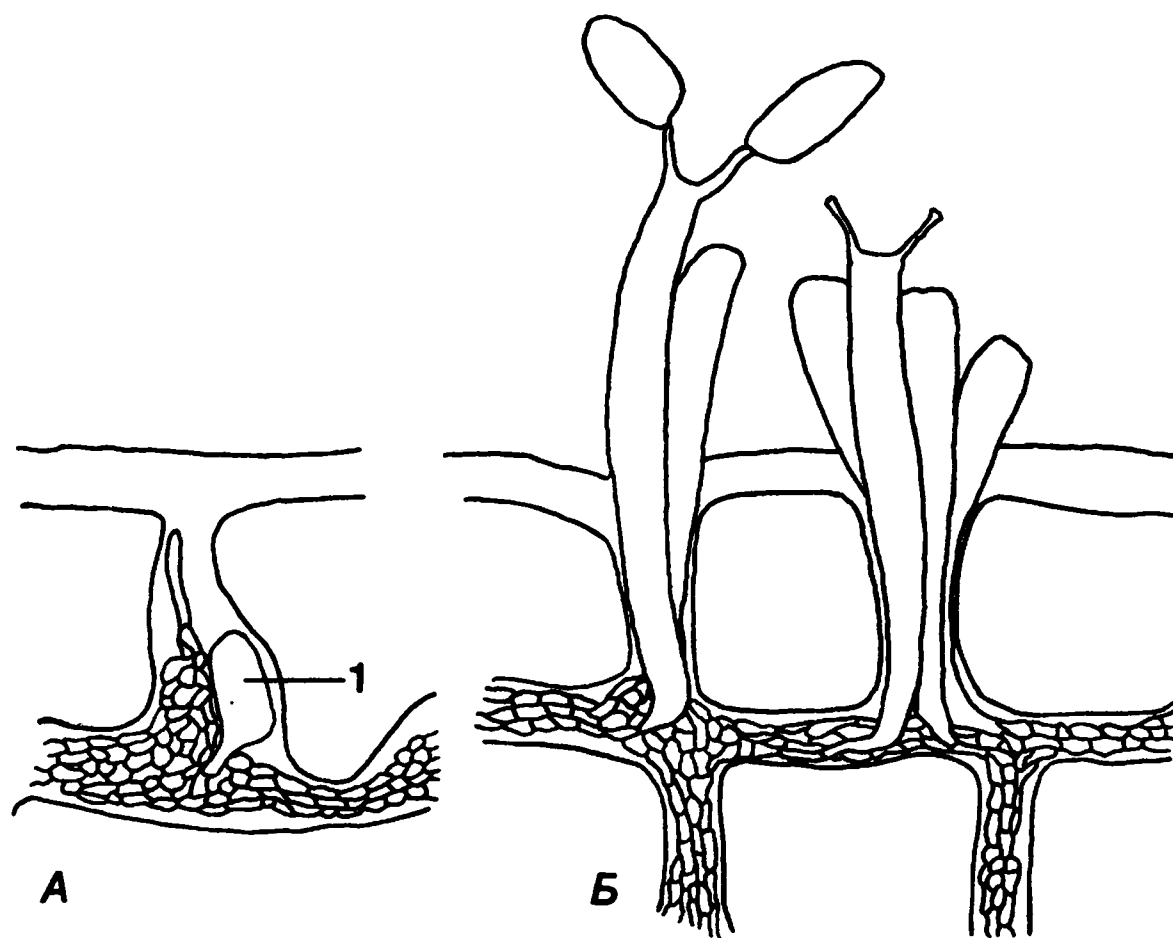


Рис. 161. *Exobasidium vaccinii-uliginosi*. А. Интраматрикулярный мицелий с молодой базидией (1) Б. Интраматрикулярный мицелий с созревающими, зрелыми базидиями и базидиоспорами ($\times 500$)

галлы (например, своеобразные «яблоки» на *Rhododendron ferrugineum*). Как возбудитель пузырчатого ожога листьев чайного куста большое экономическое значение имеет *Exobasidium vexans*.

Exobasidiales несколько сходны с Taphrinomycetidae из аскомицетов (симптомы поражения, характер спороношения, репетитивное прорастание мейоспор, образование почкующихся колоний). У них, как и у прочих базидиомицетов, узко-многослойные клеточные стенки, но поры в септах простые. Exobasidiales — голобазидиомицеты, вероятно, близкие к Dacrymycetales. Судя по прорастанию спор и другим признакам (например, септальным порам), они далеки от Aphyllophorales, но явно относятся к Heterobasidiomycetidae.

Dacrymycetales. Студенистые плодовые тела *Dacrymyces deliquescens* сидят группами на гниющей древесине хвойных пород; они высотой не более 5 мм, светлоокрашенные (до красноватых), сморщиваются при высыхании в роговидную массу. Базидии (рис. 158) длинные и тонкие, сверху вильчато разделенные на две роговидные стеригмы, на которых формируются цилиндрические загнутые внутрь четырехклеточные базидиоспоры. Они прорастают путем образования одноклеточных конидий.

Представители этого небольшого порядка отличаются вильчатыми базидиями. Базидиоспоры здесь также прорастают репетитивно, т. е. как и в случае Exobasidiales, речь идет о гетеробазидиомицетидах. Внешне, т. е. студенистыми базидиомами, они сходны с Tremellales, к которым их часто относят как отдельное семейство; однако базидии у этих групп совершенно разные (рис. 158, с. 273).

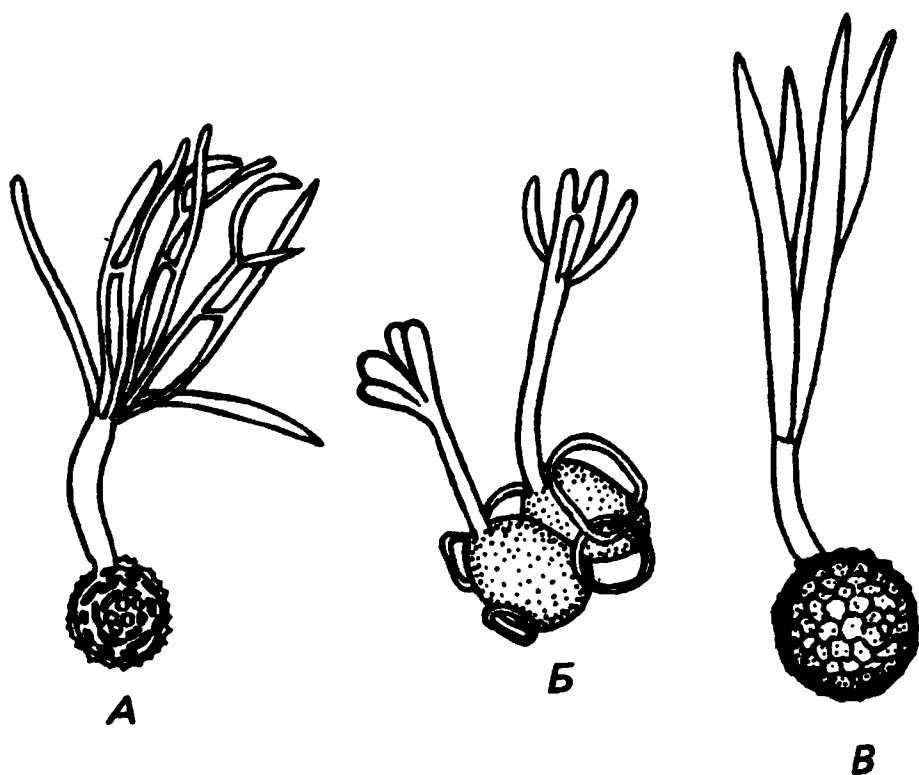


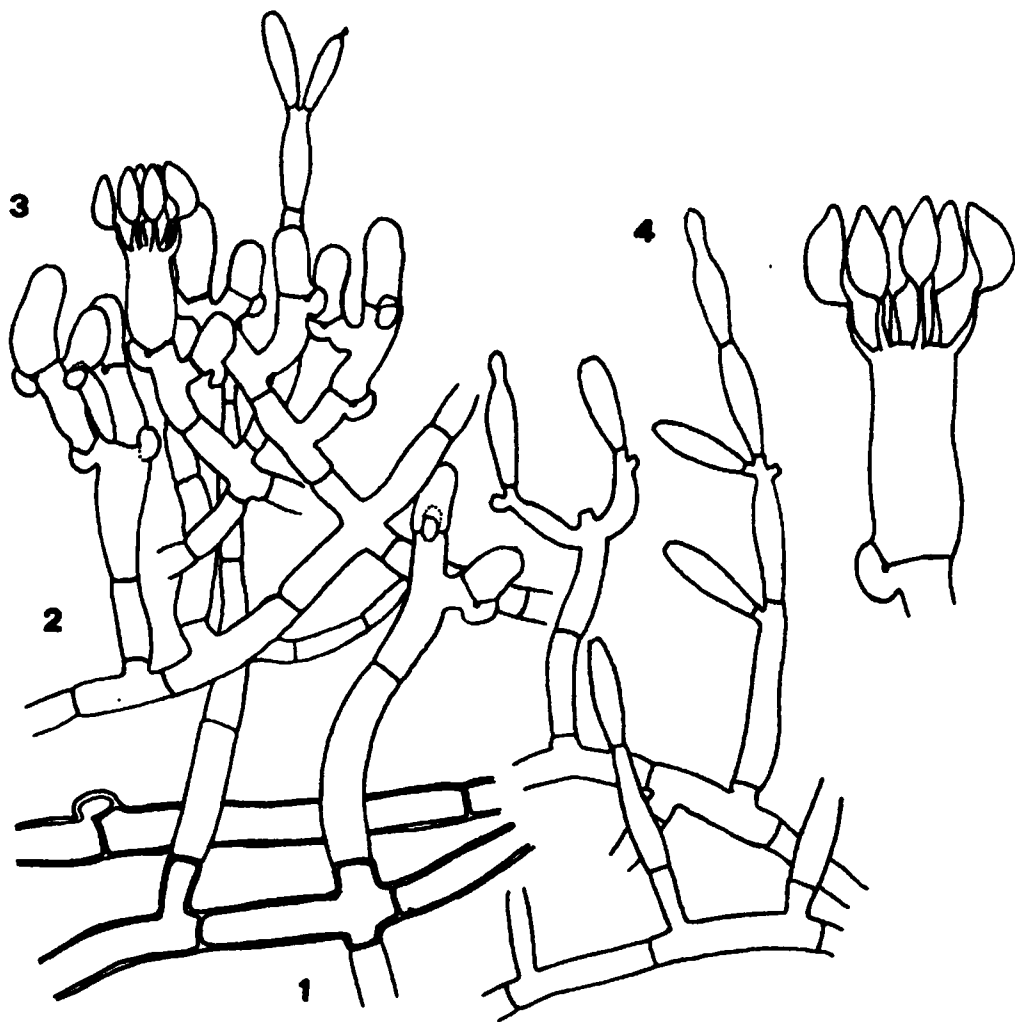
Рис. 162. Tilletiales: пробазидии (головневые споры) и базидии: А, В — *Tilletia*; Б — *Urocystis* ($\times 500$; А, В: по Blumer 1963 В: по Zogg H., Ber. Schweiz. Bot. Ges. 77 [1967] 49—56)

Tulasnellales. Этот небольшой порядок раньше также включали в Tremellales. Он объединяет малозаметные грибы с корковыми базидиомами, обитающие на древесине. Обычно несептированная базидия несет на вершине широко вздутые, иногда каплевидные стеригмы, которые поперечной стенкой, закладывающейся только при образовании базидиоспор, отделяются от ее основной части (метабазидия). Прорастание базидиоспор также репетитивное (рис. 157, М—П).

Tilletiales. Возбудитель твердой (мокрой) головни пшеницы *Tilletia caries* образует головневое спороношение в завязях хозяина: цветковые чешуи и семенная кожура сохраняются, а внутренняя часть зерна заполняется шаровидными, толстостенными, сетчато скульптурированными темными спорами. Во время молотбы эти скопления разбиваются, и споры, рассеиваясь, попадают на здоровые зерна, а после сева прорастают одновременно с пшеницей. Кариогамия и мейоз происходят уже в головневых спорах. Каждая из них прорастает стройной голобазидией, по аналогии с Ustilaginales (см. с. 264), часто также называемой «промицелием». Гаплоидные ядра (8 или 16 после одного или двух митозов) перемещаются в ее верхнюю часть, где концентрируется плазма, позднее часто отделяющаяся от практически пустого основания поперечной перегородкой. На вершине образуются (без стеригм) нитевидные базидиоспоры, которые рано попарно копулируют (рис. 162); развивающийся из них дикариотичный мицелий инфицирует проростки пшеницы. На нем, как и на базидиоспорах, образуются серповидные конидии (рис. 162, А). У зараженных растений часто несколько тормозится рост, однако скопления головневых спор образуются одновременно со здоровыми зернами. Сходно ведет себя *Urocystis tritici*, скопления головневых спор которого расположены рядами на листьях, из-за чего на последних видна продольная темная штриховатость (стеблевая головня пшеницы, рис. 162, Б).

Tilletiales, обычно объединяемые с Ustilaginales, — самостоятельный порядок, не связанный близким родством с Ustilaginales s. str. Их мейоспорангии — голобазидии (несмотря на возможность образования со временем поперечной перегородки), функцией которых, правда, часто остается

Рис. 163. *Botryobasidium medium*. Слева — срез части базидиомы: 1 — базальные гифы (чаще всего без пряжек); 2 — субгимениальные гифы; 3 — базидии; 4 — анаморфа (*Haplotrichum*). Справа — базидия с почти зрелыми базидиоспорами ($\times 300$ и $\times 600$; по Eriksson J., Ryvarden L., *The Corticiaceae North Europe* 2 [1973] 1—287)



только образование базидиоспор, тогда как кариогамия и мейоз происходят в пробазидии (головневой споре). Базидиоспоры прорастают — обычно после плазмогамии — мицелием или конидией, в свою очередь разрастающейся в мицелий. Почкующийся мицелий отсутствует. Следовательно, Tilletiales — это Holobasidiomycetidae, а из-за возможного прорастания конидиями — Heterobasidiomycetidae; их базидиоспоры в противоположность споридиям Ustilaginales активно отбрасываются.

Все Tilletiales — факультативно биотрофные паразиты высших растений.

Aphyllorphorales. На нижней стороне хвойных дров иногда встречается сероватый или желтоватый налет мицелия *Botryobasidium medium* (рис. 163). Из вегетативных гиф, обычно не образующих пряжек, растут в виде более или менее плотной подушки несущие базидии разветвленные системы пряжкового мицелия. На концах ветвей образуются — чаще всего в симподиальной последовательности — цилиндрические базидии с, как правило, шестью стеригмами, из которых развиваются базидиоспоры, напоминающие широкие лодочки. Наряду с этим гриб образует анаморфу *Haplotrichum*. Зубцевидные придатки конидиогенных клеток отпочковывают акропетальные цепочки голобластических (см. с. 64), веретеновидных, одноклеточных конидий (рис. 163, 4; ср. рис. 152).

Сложнее устроены базидиомы раневого паразита перестойных буков и берез *Fomes fomentarius* (настоящего трутовика). Он вызывает белую (мягкую) гниль, разрушая лигнин, причем целлюлоза в значительной степени сохраняется. Сначала пораженная древесина ядра и заболони светлополосчатая, а здоровые части отграничены от нее темными зонами. Базидиомы (рис. 164, А), развивающиеся на больных деревьях, консоле-

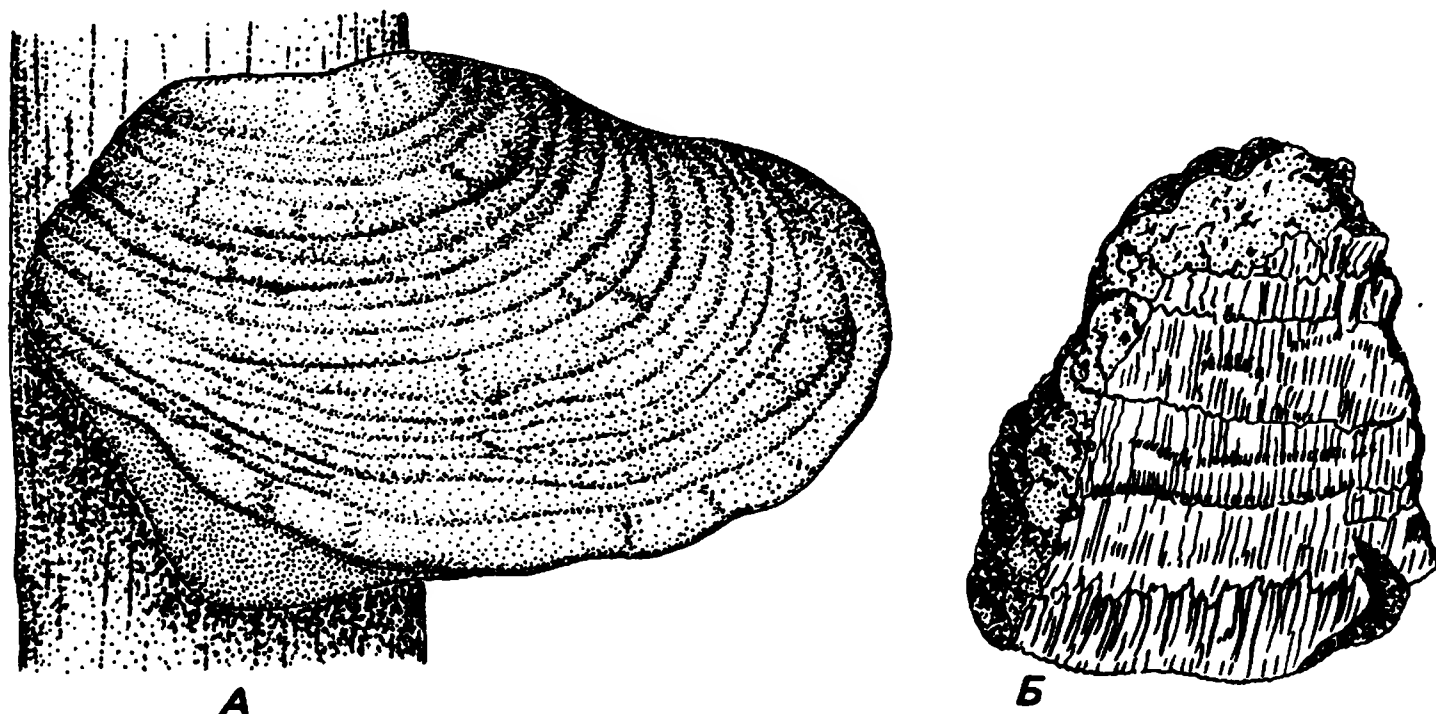


Рис. 164. *Fomes fomentarius*. А. Внешний вид многолетнего плодового тела. Б. Разрезанная шляпка с годичными кольцами, соответствующими гимениевым слоям (А: $\times 1/3$; Б: $\times 1$; А: по Hennings P., Hymenomycetinae, Nat. Pfl. fam. I. Teil, Abt. 1 [1900] 105—276; Б: по Poelt J., Jahn H., Mitteleurop. Pilze, изд. E. Cramer, Hamburg 1963)

видные. С верхней стороны они выпуклые, покрытые твердой, блестящей коркой, светлой или темной в зависимости от возраста. Под ней находится трама из рыхло переплетенных гиф, которая с нижней стороны несет гимений из плотно прилегающих друг к другу трубковидных элементов (пор); базидии развиваются из их стенок. Постоянно растущее и не отмирающее зимой плодовое тело каждый год образует новый гимениальный слой; в результате на поверхности базидиомы отчетливо различимы бороздки, а на срезе — слоистость гимения наподобие годичных колец (рис. 164, Б).

Настоящий трутовик раньше широко использовался для получения огня. Трама освобождалась от окружающей ткани, вываривалась, высушивалась, измельчалась и пропитывалась раствором селитры. Приготовленный таким образом трут при попадании искр начинает тлеть.

Многие виды Aphyllophorales — паразиты деревьев или, как настоящий домовый гриб (*Serpula lacrymans*), — разрушители древесины в постройках. Последний вид в сырых местах на балках, стропилах и т. д. сперва разлагает древесину вокруг места заражения, а затем распространяется дальше, образуя в трещинах или темных углублениях белый, напоминающий вату мицелиальный войлок; отдельные тяжи мицелия могут пронизывать стены, расширяя пораженную область. Спороношение происходит на поверхности древесины; гриб образует плоские буроватые плодовые тела, верхняя поверхность которых покрыта сетью небольших валиков, так что гимений выглядит складчатым. Здесь располагаются тесно прижатые друг к другу стройные базидии с четырьмя стеригмами и бурыми базидиоспорами; цистиды отсутствуют.

Иные плодовые тела у лисичек *Cantharellus infundibuliformis* и *C. incon-*

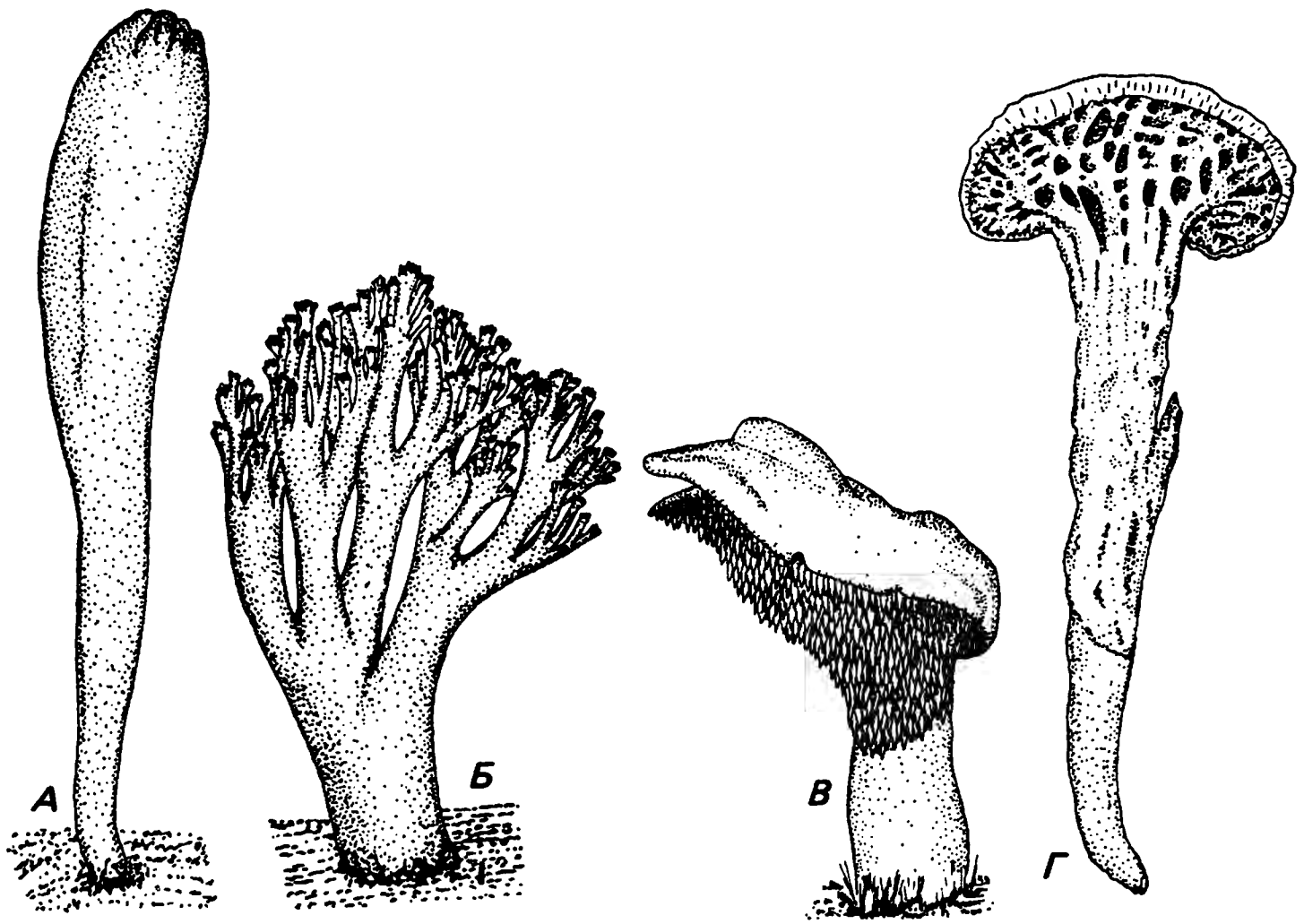


Рис. 165. Базидиомы Aphyllophorales: А — *Clavariadelphus pistillaris*; Б — *Ramaria botrytis*; В — *Hydnum repandum*; Г — *Cantharellus inconspicuus* (примерно нат. величина; А, Б: по Hennings P., Hymenomycetinae, Nat. Pfl. fam., I. Teil, Abt. 1 [1900] 105—276; В: по Poelt, Jahn; Г: по Corner)

spicius (рис. 165, Г). Гимнокарпное развитие ведет у первого вида (ср. рис. 153, с. 268) к формированию шляпки, гименофор которой (часть базидиомы, несущая плодущий слой) никогда не покрыт оболочками (базидиомы без покрывала). На нижней стороне шляпки образуются радиально расходящиеся от центральной ножки гребни; от центра к периферии в возникающем таким образом пластинчатом гименофоре развиваются базидии с базидиоспорами. Это гимнокарпное развитие плодового тела напоминает происходящее у некоторых представителей Agaricales (см. с. 285).

У съедобного, как и виды лисичек, ежовика *Hydnum repandum* нижняя сторона расположенного на ножке шляпковидного плодового тела плотно унизана шипами (рис. 165, В), которые покрываются базидиями.

Эти немногие примеры дают лишь приблизительное представление о многообразии плодовых тел у Aphyllophorales. Их форма (корковые-«перевернутые», консолевидные, булабовидные или разветвленно-булабовидные, шляпочные с центральной ножкой) и особенности гименофора (гладкий, складчатый, трубчатый, шиповатый, гребенчатый, пластинчатый), будучи хорошо заметными признаками, ранее лежали в основе выделения семейств и родов. Однако было показано, что при таком подходе разнородные элементы попадают в одно семейство, а близкородственные формы, напротив, оказываются разнесенными по множеству таксонов высшего ранга. Система Aphyllophorales сейчас перестраи-

вается с целью избежать этого несоответствия. Родство лучше проявляется в особенностях базидий, базидиоспор, гимения в целом, наличии цистид, щетинок и т. д., а также в гистологии плодового тела (внутреннее строение, химические реакции клеток, например, с КОН). Оценка этих признаков позволяет выделить семейства с эволюционно близкими родами и видами, представители которых иногда внешне совсем не похожи друг на друга. Так, семейства Thelephoraceae (с часто угловатыми или бородавчатыми базидиоспорами и стройными базидиями) и Hymenochaetaeae (с разветвленными гимениальными щетинками и бурыми гифами траммы, окрашиваемыми КОН в темный цвет) объединяют виды с корковыми, консолевидными и шляпочными плодовыми телами, гименофор которых может быть плоским, шиповатым или пористым. Иногда в литературе такие семейства рассматриваются как самостоятельные порядки с еще не вполне ясными объемами и диагнозами (например, Polyporales, Cantharellales, Poriales, Thelephorales, Hymenochaetales, ср. также рис. 152).

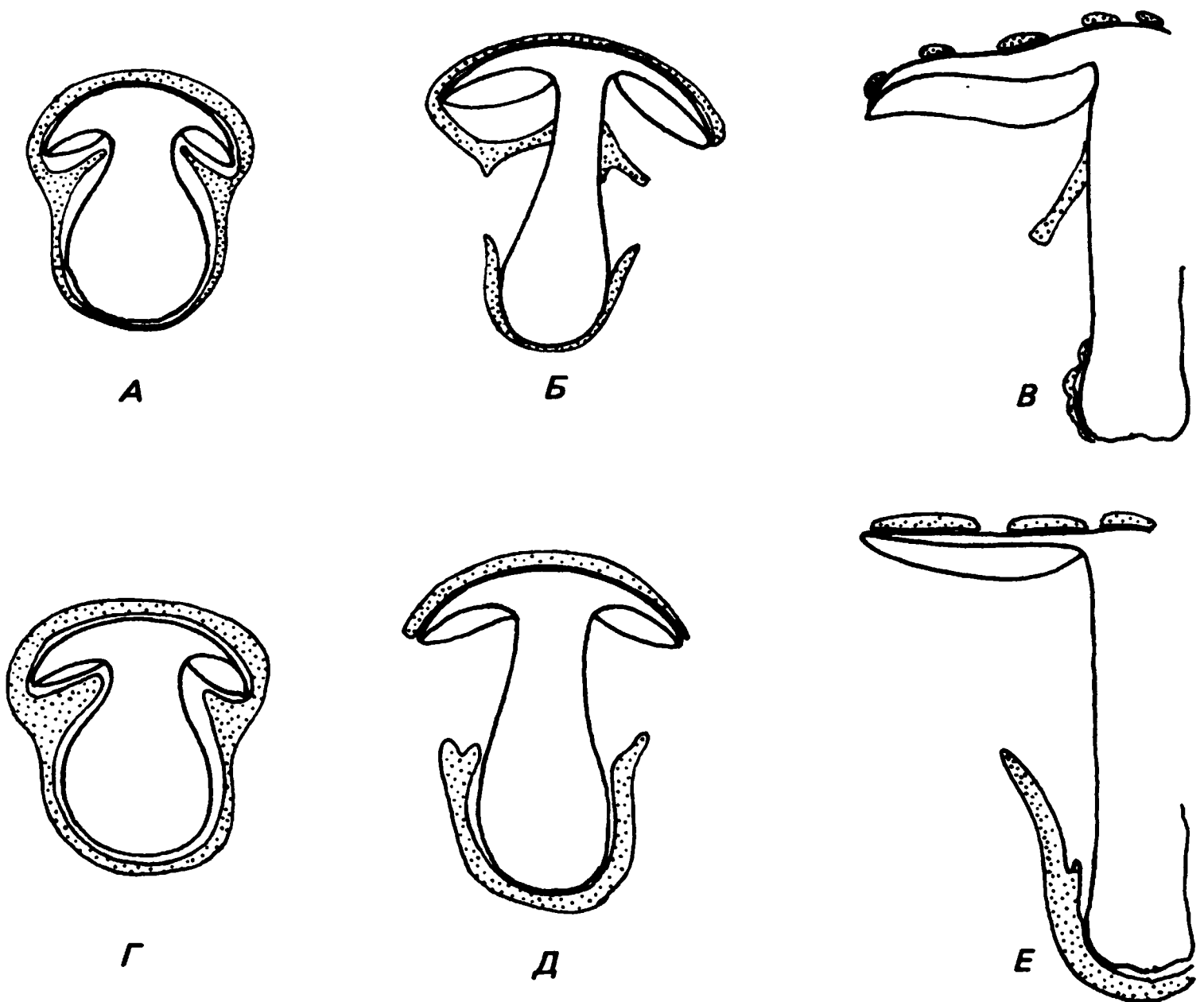


Рис. 166. Гемиянгиокарпное развитие плодовых тел. *A* — *B*. *Amanita muscaria*. *A*. Срез молодого плодового тела, заключенного в покрывало. *Б*. Развивающееся плодовое тело: общее покрывало осталось у основания ножки в виде бокальчика и лоскутами на шляпке. *В*. Зрелое плодовое тело с кольцом на ножке. *Г* — *Е*. *Amanitopsis vaginata*. *Г*. Срез молодого плодового тела, заключенного в покрывало. *Д*. Срез недозрелого плодового тела: общее покрывало разорвано. *Е*. Зрелое плодовое тело с влагалищем на ножке (схематизировано, примерно $\times 1/4$)

Agaricales. В противоположность Aphyllophorales, разнообразие базидиом у Agaricales относительно невелико. Типична шляпка на центральной ножке (рис. 166) с гимением на радиально расходящихся мясистых пластинках или в тесно прижатых друг к другу трубочках (Boletaceae). У некоторых форм ножка присоединена к краю шляпки или та без всякой ножки крепится боком к субстрату. Различия в строении базидиом (например, их покровы) объясняются типом развития (гимнокарпное, гемиангиокарпное, псевдангиокарпное, ангиокарпное, см. с. 268 и далее), а также, как у Aphyllophorales, характером мякоти плодового тела (трамы, например, у Russulaceae, см. с. 286).

У двуспорового (разводимого, см. с. 129) шампиньона (*Agaricus bisporus*) базидиоспоры двуядерны, а возникающие из них мицелии — дикариотичны. Посевной материал (вегетативный мицелий) собирают в стерильных условиях и переносят в культуральные контейнеры или на грядки. При развитии плодовых тел сперва образуются мелкие луковиче-подобные уплотнения грибницы, которые, быстро увеличиваясь, дифференцируются на ножку и шляпку. Сначала они окружены нежной пленкой (общим покрывалом), которая, однако, скоро исчезает (рис. 166, А—В). В нижней части шляпки к ее краю от ножки распространяется линзообразная полость; сверху в нее врастают радиально расходящиеся валики — будущие пластинки. С увеличением шляпки тонкая пленка, замыкающая эту полость снизу (частное покрывало), все больше растягивается и наконец разрывается (ее остатки сохраняются как «воротничок» вокруг ножки). Тем временем на пластинках формируются тесно сближенные между собой стройно-булавовидные базидии с двумя стеригмами, на каждой из которых сидит двуядерная базидиоспора.

Agaricus bisporus, как и большинство Agaricales, развивается гемиангиокарпно, т. е. гимений закладывается внутри плодового тела. К этому же типу относится *Amanita muscaria* (красный мухомор). Здесь общее покрывало более прочное, сохраняется дольше, его остатки одевают основание ножки влагалищем и остаются как белые лоскутья на красной коже шляпки (рис. 166, Г—Е). И у мухоморов частное покрывало образует воротничок, тогда как у паутинников (Cortinariaceae) оно распадается на тонкие волоски и свисает как паутина вокруг ножки и по краю шляпки.

Наряду с гемиангиокарпным у Agaricales встречаются и другие типы развития. У гимнокарпных форм (как у *Cantharellus infundibuliformis*, рис. 153) пластинки вырастают открыто из нижней стороны формирующейся шляпки. Этот тип развития встречается у некоторых видов говорушек (*Clitocybe*), однако для порядка в целом он нетипичен. Псевдангиокарпные формы сначала сходны с гимнокарпными, однако край шляпки у них постепенно загибается к ножке, и в конце концов их гифы сплетаются. На некоторых фазах развития здесь есть сходство с гемиангиокарпными плодовыми телами шампиньона. Обычно остающееся на ножке кольцо недолговечно и на более старых плодовых телах почти неразлично. Ангиокарпное развитие, при котором гимении долго остаются закрытыми,

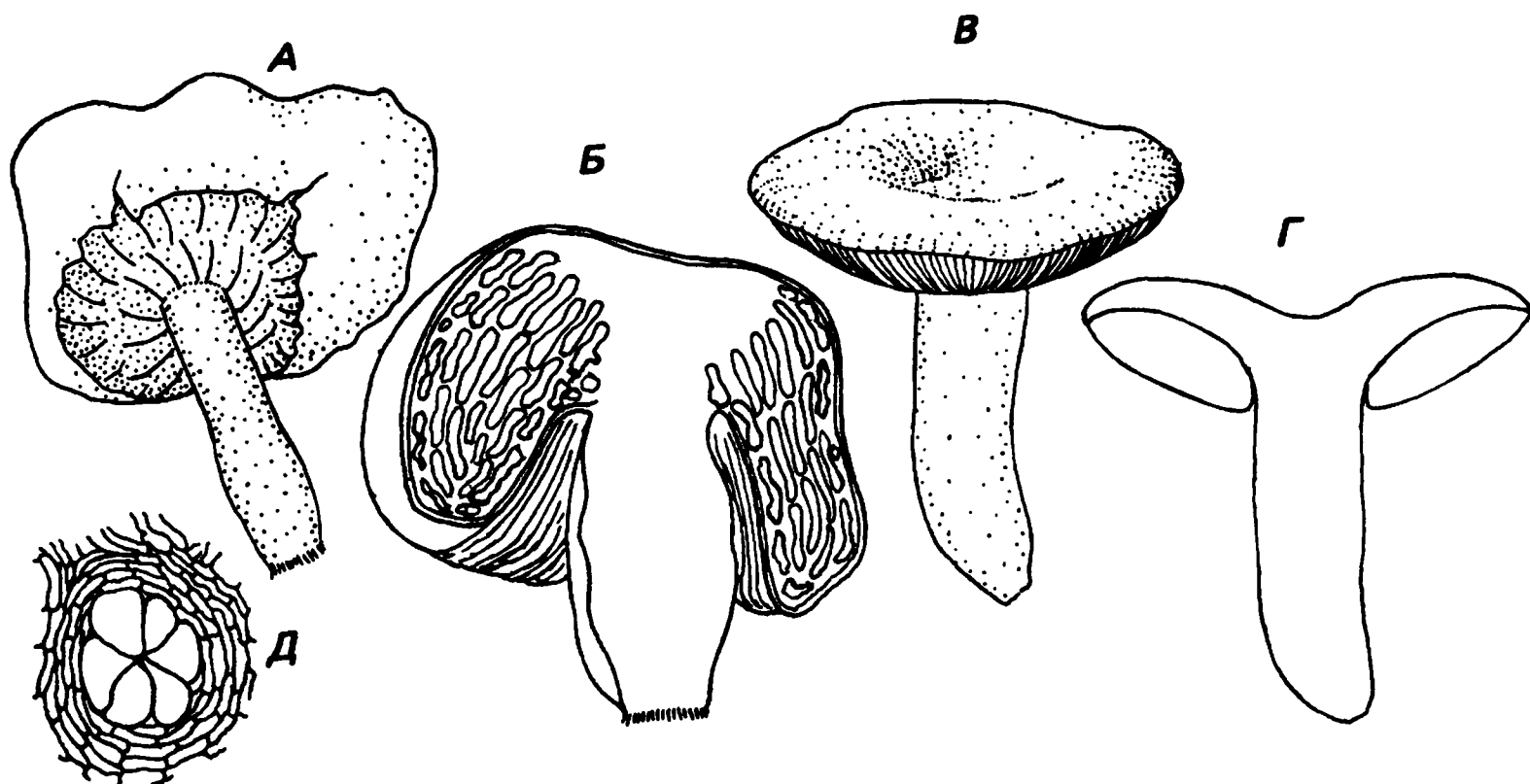


Рис. 167. А, Б, Д. *Elasmomyces mattirolianum*. А. Целое плодовое тело. Б. Оно же в разрезе. Д. Гнездо сфероцитов, окруженное сплетением трамальных гиф. В, Г. *Russula emetica*. В. Целое плодовое тело. Г. Оно же в разрезе (А—Г: $\times 1/2$; Д: $\times 125$; А, Б: по Fischer E., Nat. Pfl. fam. 7a [1933] 1—122; В, Г: Moreau C., Larousse des champignons, Lechevalier, Paris 1978; Д: Reijnders A. F. M., Dével. Carpophores Agaricales, изд. W. Junk, Den Haag 1968, 412 p.)

встречается у секотиоидных форм (рис. 152, б). У южноевропейского шляпочного гриба с центральной ножкой *Elasmomyces mattirolianus* гимений выстилает расположенные более или менее четко рядами полости в мякоти плодового тела (траме). Нетрудно заметить, что фертильная зона трамы образована здесь плотно упакованными анастомозирующими пластинками (рис. 167, Б). Последние, однако, не следует путать с радиально расходящимися ребрами трамы, которые выступают снаружи на нижней стороне шляпки (рис. 167, А). *Elasmomyces* находится в родстве с агарикоидным родом *Russula* (Russulaceae, рис. 167, В, Г); как и у его видов, базидиомы здесь твердо-мясистые, ломкие, а трама содержит «гнезда» сфероцитов (рис. 167, Д). Базидиоспоры у обеих групп бородавчатые, шиповатые или сетчато орнаментированные и амилоидные (дают синее окрашивание с иодом).

Секотиоидные базидиомицеты, ранее объединявшиеся в самостоятельный порядок Agaricogastreales, ныне присоединены к своим близким сородичам среди типичных Agaricales. Наряду с Russulaceae к ним относятся Boletaceae с плотно упакованными трубочками вместо пластинок (рис. 168, Б; например, *Boletus* — агарикоидный род, а *Gastroboletus* — секотиоидный), Coprinaceae со шляпками в виде высокого округлого колпака (рис. 168, А; например, *Coprinus* — агарикоидный род, а *Montagnea* — секотиоидный) и Rhodophyllaceae с красноватыми базидиоспорами (например, *Rhodophyllus* — агарикоидный род, а *Rhodogaster* — секотиоидный).

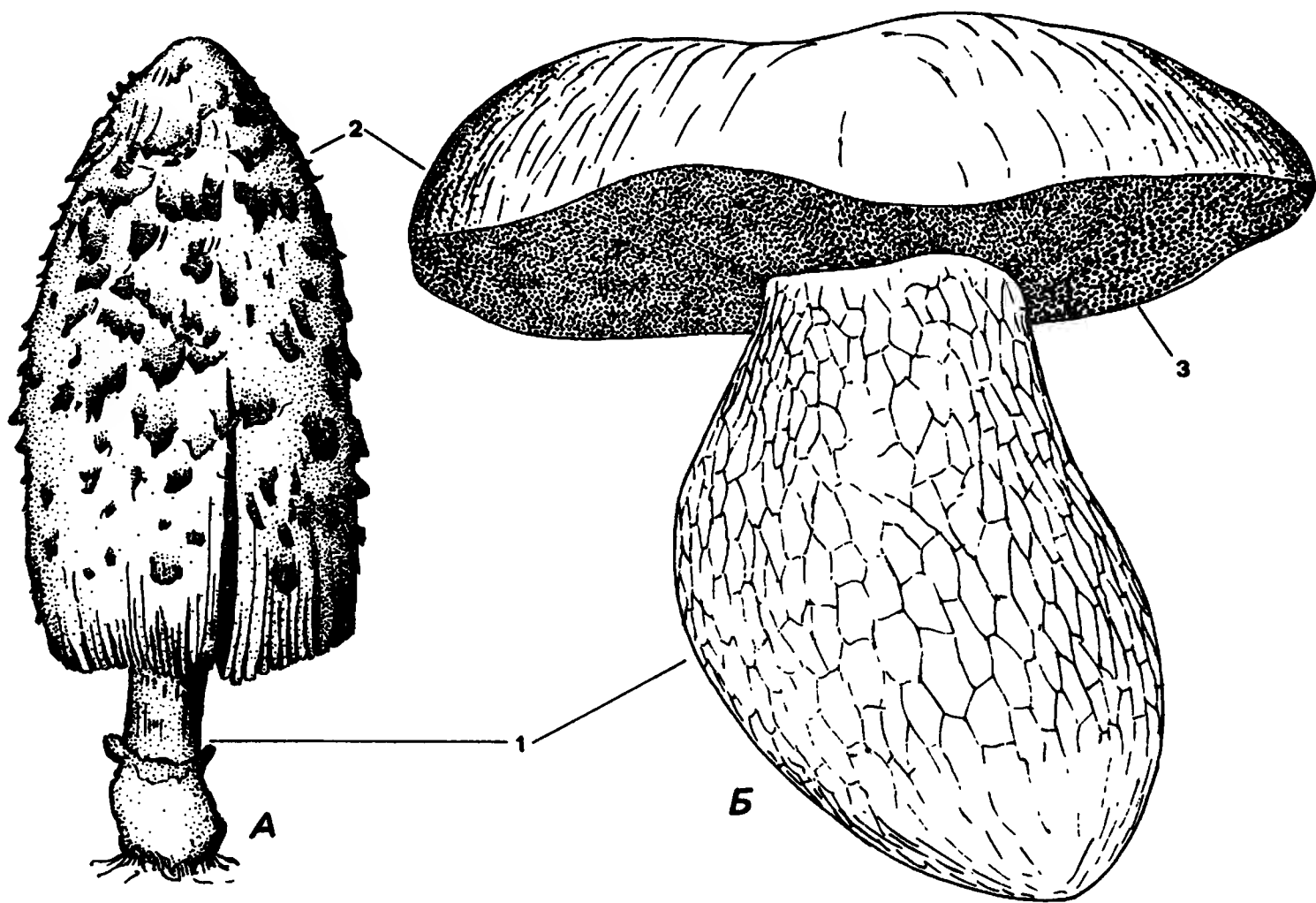


Рис. 168. Плодовые тела: А — *Coprinus comatus*; Б — *Boletus edulis*: 1 — ножка, 2 — шляпка; 3 — нижняя сторона шляпки с трубками (А: $\times 1/4$; Б: $\times 1/3$; А: по Poelt J., Jahn H., Mitteleurop. Pilze, изд. E. Cramer, Hamburg, 1963; Б: по Horak)

Среди более чем 10 000 видов Agaricales множество представителей со съедобными, прекрасными на вкус плодовыми телами, а также грибов, содержащих ядовитые, иногда опасные для жизни вещества (см. приложение). Многие Agaricales — сапробионты и микоризные партнеры высших растений (например, лесных деревьев), некоторые вызывают болезни последних, в частности опенок осенний (*Armillariella mellea*¹) у древесных пород и *Mycena citricolor* — возбудитель болезни листьев кофе. Agaricales распространены во всех климатических зонах, хотя еще недостаточно изучены в тропиках.

Как и Aphyllophorales, Agaricales все больше и больше принято подразделять на несколько самостоятельных порядков (ср. с. 276), например, Boletales, Russulales, Agaricales s. str.; некоторые роды, относимые сейчас к Agaricales, в новой системе следует включить в Polyporales.

Lycoperdales. Достигающие размеров куриного яйца плодовые тела дождевика (*Lycoperdon perlatum*) от обратно-грушевидной до булавовидной формы во время своего развития выходят из-под земли и разделяются на стерильную ножковую часть и фертильную головку. Они окружены двуслойным перидием из псевдопаренхимного экзоперидия и кожистого, жесткого эндоперидия. У зрелых плодовых тел экзоперидий распадается, открывая эндоперидий с расположенной на вершине порой. Внут-

¹ См. примечание к с. 72.

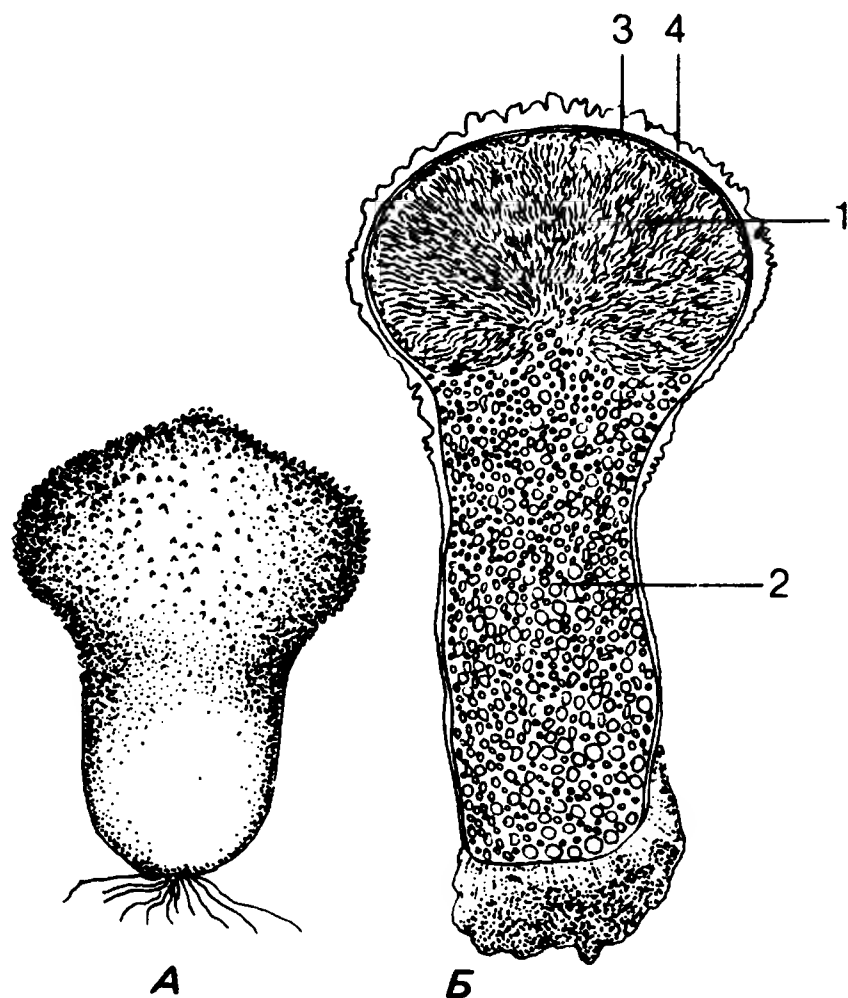


Рис. 169. *Lycoperdon perlatum*. А. Внешний вид. Б. Срез плодового тела с фертильной (1) и стерильной (2) глебой, эндоперидием (3) и экзоперидием (4) ($\times 1/2$; А: по Fischer E., *Netürl Pfl. fam.* 7a [1933] 1—122; Б: по Rehsteiner H., *Bot. Ztg.* 50 [1892])

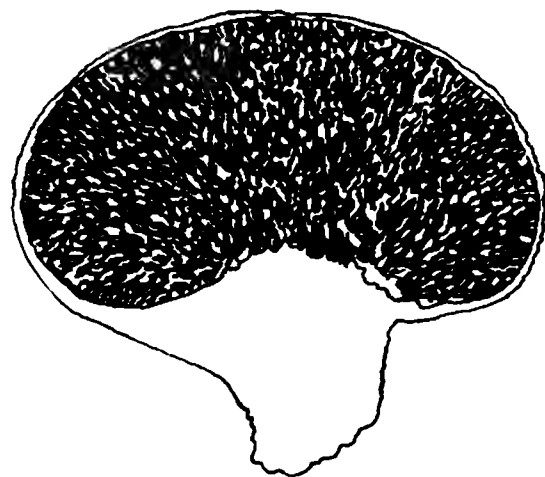


Рис. 170. *Scleroderma verrucosa*; срез плодового тела ($\times 1$; по Poelt J., Jahn H., *Mitteleurop. Pilze*, изд. E. Cramer, Hamburg 1963)

трения часть головки (глеба) подразделена на выстланные гимением камеры. Слои их стенок ко времени созревания превращаются в волокна капиллиция, и вся глеба целиком становится похожей на шерстистый изнутри шар. Плодовые тела при каждом прикосновении выбрасывают наружу небольшое облачко спор (рис. 169).

Lycoperdales, к которым относятся наряду с прочими представителями земляные звездочки (*Geastrum*), — небольшой порядок, включающий примерно 200 видов. *Calvatia gigantea* (гигантский головач) обитает на неудобренных лугах. Его белые клубневидные базидиомы массой до 5 кг принадлежат к крупнейшим из известных грибных плодовых тел.

Sclerodermales. Клубневидные, величиной примерно с кулак плодовые тела ложнодождевика *Scleroderma bovista* растут на кислых почвах. Их перидий однослойный, однако твердый и толстый, а снаружи гладкий или чешуйчатый. Глеба кажется разделенной на камеры, однако базидии разбросаны беспорядочно, чаще всего гнездами, и не выстилают камеры сплошным гимением. Базидии без стеригм; четыре относительно крупные темные базидиоспоры орнаментированы (рис. 170).

Sclerodermatales — также небольшой порядок (примерно 100 видов); кроме ложнодождевиков, он включает, например, погодную звездочку (*Astraeus hygrometricus*).

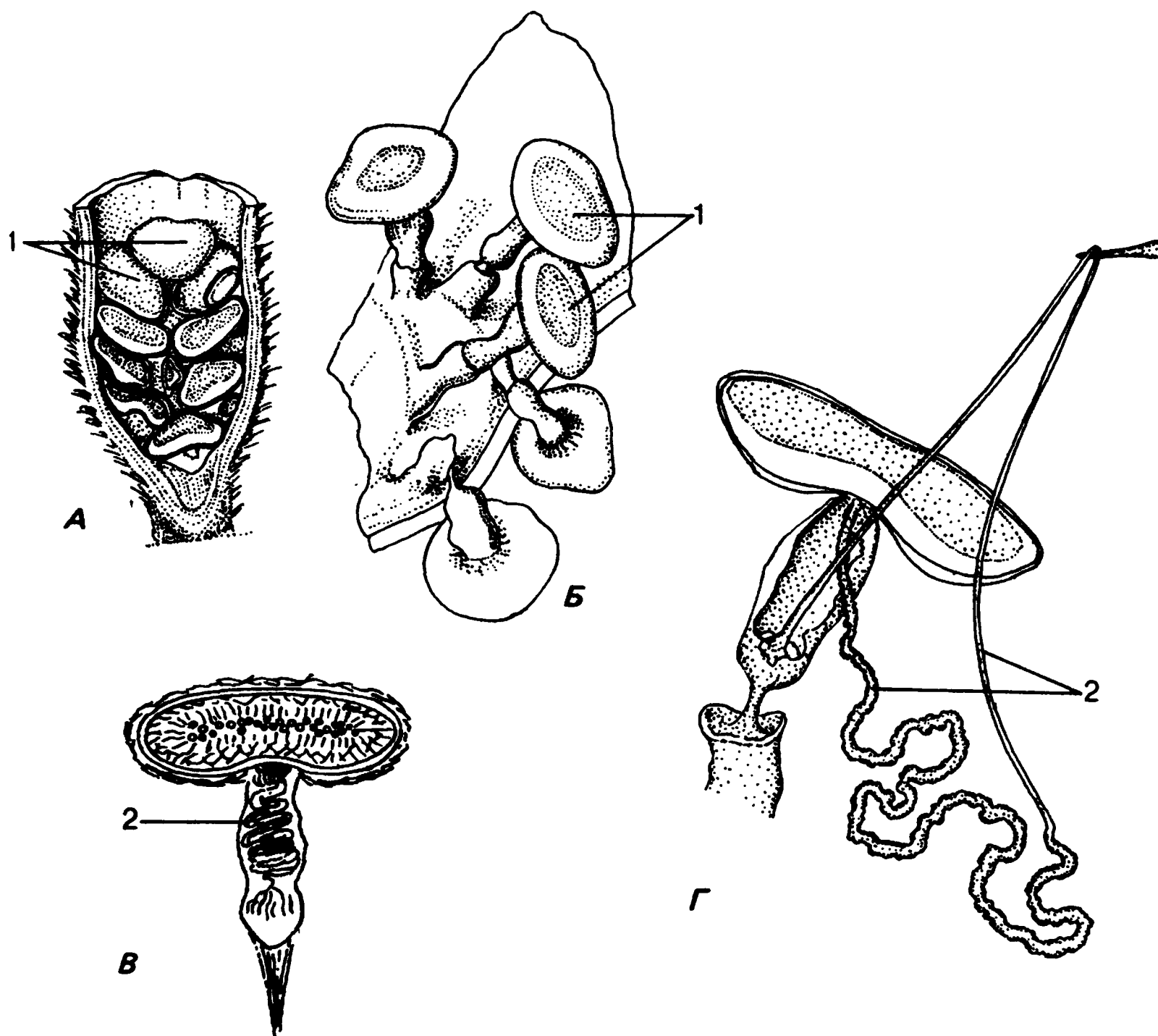


Рис. 171. *Cyathus striatus*. А. Разрезанное плодовое тело с перидиолами (1). Б. Часть перидия плодового тела с сидящими на нем перидиолами. В. Срез перидиолы с фуникулусом (2), скрученным внутри полой ножки. Г. Разрезанная перидиола с вытянутым фуникулусом (А: $\times 1$; Б: $\times 2$; В, Г: $\times 4$; А, Б, Г: по Tulasne; В: по Brodie H. J., Canad. J. Bot. 29 [1951] 224—234)

Nidulariales. У полосатого бокальчика (*Cyathus striatus*) плодовое тело в виде полосатой снаружи чаши сверху плоское и закрытое крышечкой (эпифрагмой) (рис. 171). При созревании последняя разрывается, и становятся видны сидящие на внутренней стенке эллипсоидные перидиолы. Их можно рассматривать как самостоятельные камеры глебы, окруженные снаружи стенкой. Они приподняты на ножке, в полости которой заключен скрученный канатик (фуникулус). Если капли дождя попадают в бокальчик плодового тела, стенка ножки разрывается, он распрямляется, и перидиолы выбрасываются наружу. Фуникулус служит и зацепкой, с помощью которой перидиола повисает на растении (рис. 171, Г).

Phallales. *Phallus impudicus* (веселка) растет на лесной почве и образует сначала белые «ведьмины яйца» (величиной с куриные), заключенные в сложную оболочку. Перидий состоит из двух кожистых слоев, между которыми расположен один толстый студенистый. Внутри «яйца» от ос-

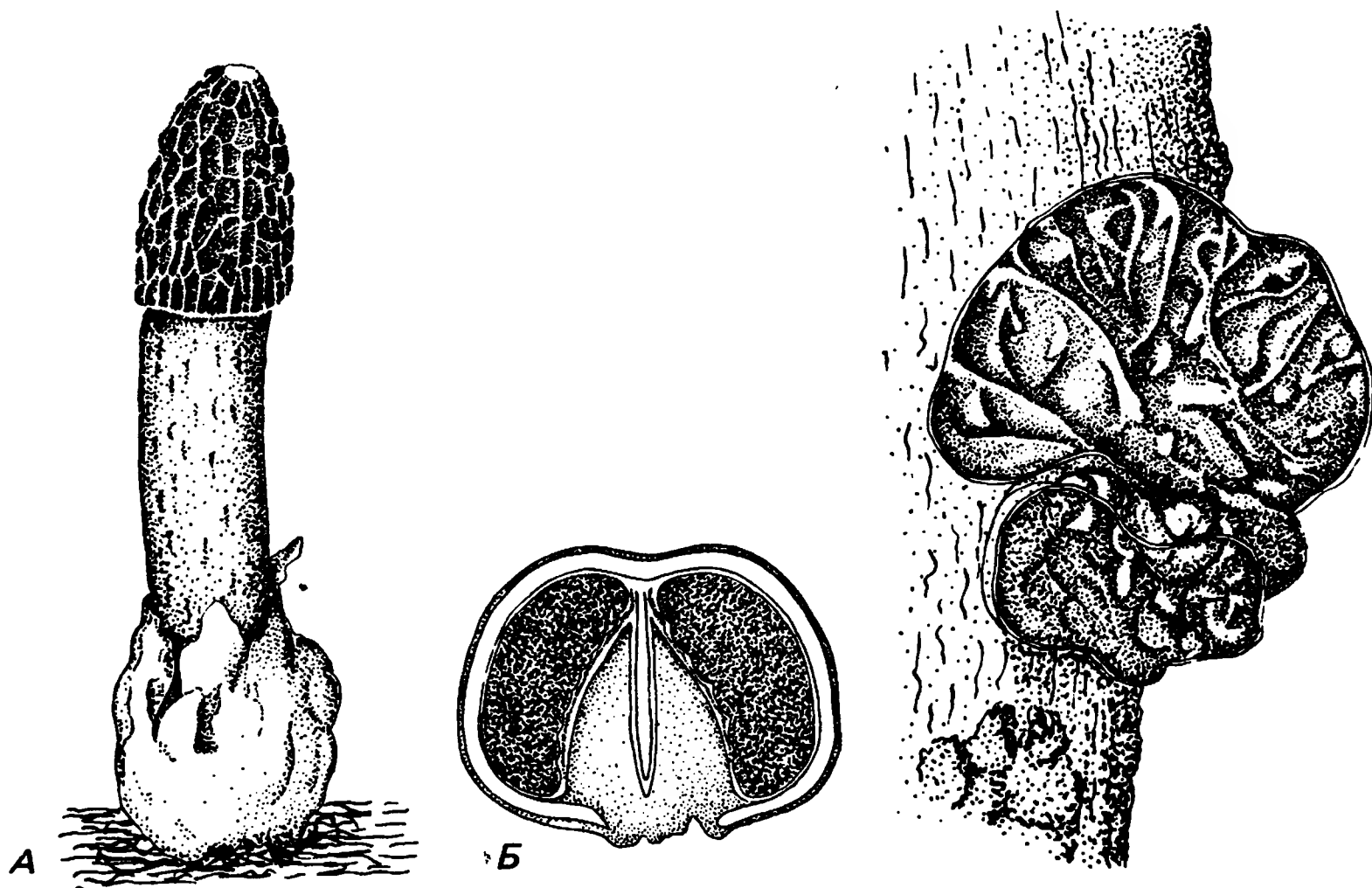


Рис. 172. *Phallus impudicus*: А — внешний вид; Б — ведьмино яйцо в разрезе ($\times 1/2$; по Fischer E., Natürl. Pfl. fam. 7a [1933] 1—122)

Рис. 173. *Auricularia auricula-judae*, внешний вид ($\times 1/2$; по Poelt J., Jahn H., Mitteleurop. Pilze, изд. E. Cramer, Hamburg 1963)

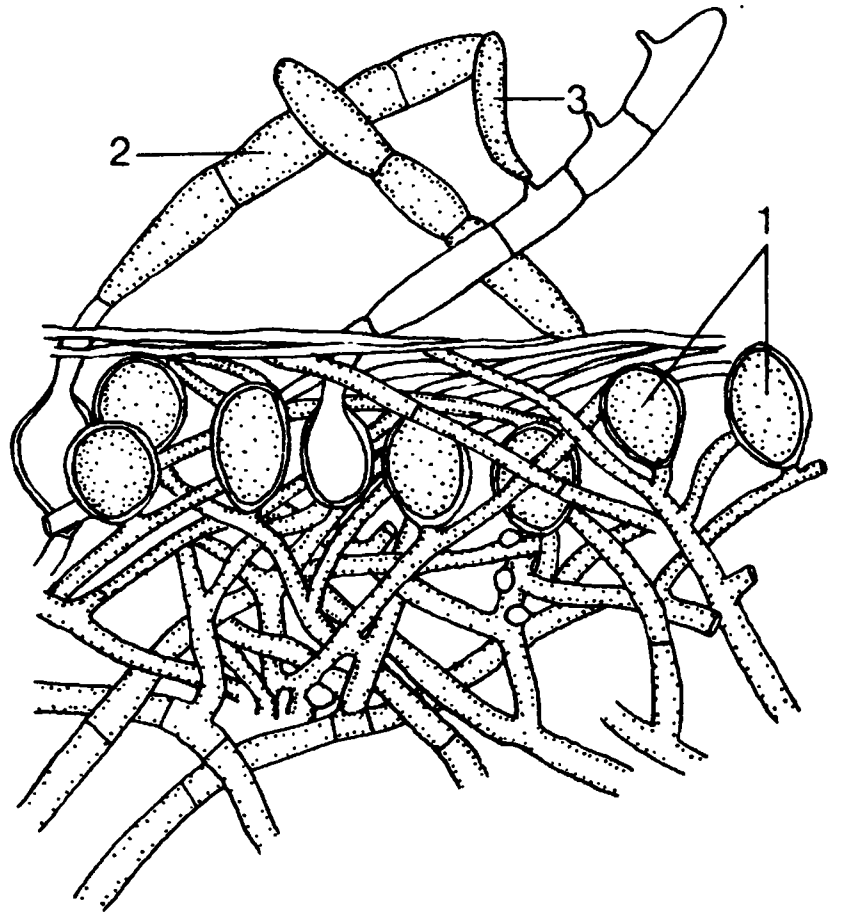
нования к вершине идет центральная ножка с глебой на апикальном конце. Позже эта внутренняя часть вместе с глебой прорывает оболочку и быстро вытягивается. При полном созревании со столбовидной ножки свисает глеба с поверхностью в виде пчелиных сот (рис. 172). Она издает неприятный запах падали, который привлекает насекомых, обеспечивающих распространение спор.

Среди Phallales порядка 50 преимущественно тропических видов с причудливой формой и броской окраской плодовых тел.

Tremellales (дрожалковые). *Exidia glandulosa* вызывает на сучьях и ветвях лиственных деревьев белую гниль. Базидиомы, образующиеся в начале лета, курчавые, роговидные, мозговидные, иногда весьма крупные; в сухом состоянии они выглядят тонкими жесткими корками, во влажном — студенистыми подушками. Их фертильная поверхность состоит из рыхло переплетенных гиф, на которых сидят продольно септированные (хиастические) базидии (рис. 158, Е, см. с. 274).

Примерно 200 видов этого порядка образуют различные по форме плодовые тела с сильно набухающими во влажных условиях стенками гиф, за счет чего базидиомы становятся крупными и студенистыми. Сухость приводит к сморщиванию клеточных стенок: тогда плодовые тела мелкие и неприметные, иногда в виде корок. Некоторые формы внешне напоминают Corticiaceae (Aphyllorphorales, см. с. 281), однако четко от-

Рис. 174. *Septobasidium pseudopedicellatum*. Срез гимения с пробазидиями (1), базидиями (2) и базидиоспорами (3) ($\times 450$; по Couch J. H., Elisha Mitchell Sc. Soc. 51 [1935] 1—77)



личаются продольно септированными базидиями, а также репетитивным прорастанием спор (см. с. 275).

Представители близкого к дрожалковым семейства Filobasidiaceae образуют почкующиеся колонии. Базидиомы отсутствуют, булавовидные базидии на ножках без стеригм; базидиоспоры, сидящие на вершине базидии, иногда прорастают длинными цепочками вторичных спор, например у *Filobasidiella* (анаморфа: *Cryptococcus*, табл. 19, с. 148).

Auriculariales. *Auricularia auricula-judae* (иудино ухо) образует свои мясистые плодовые тела, напоминающие ушные раковины, на сучьях старых лиственных деревьев, прежде всего на бузине. Гименофор из рыхло переплетенных гиф неправильно-ямчатый, гребнистый (рис. 173); гимений из базидий и нитевидных парафиз. Базидии отходят непосредственно от гиф гименофора; в них после кариогамии и мейоза образуются три поперечные стенки, а затем на каждой из четырех клеток базидии — стеригма, которая растет к поверхности гимения и там развивает удлиненную, изогнутую, под конец четырехклеточную базидиоспору. При ее прорастании каждая из клеток сперва дает пучок крючковидно изогнутых конидий, разрастающихся позже в мицелий.

Порядок включает примерно 100 видов. Некоторые из них плодовыми телами внешне напоминают дрожалковых, однако базидии здесь септированы поперечно (стихично), хотя и прорастают также конидиями (гетеробазидиомицеты).

Septobasidiales. *Septobasidium pseudopedicellatum* растет на стволах ясеня, однако находится в сложном симбиозе со щитовками. Когда эти паразитические насекомые прикрепляются к дереву-хозяину, грибные гифы вырастают из них и сперва образуют прилегающий к субстрату слой. Из него поднимаются многочисленные прямые жесткие гифы, поддерживающие сплетенную из гиф крышу, где и развивается спороношение (рис.

174). Сперва появляются толстостенные пробазидии (склеробазидии), прорастающие после кариогамии четырехклеточной метабазидией. Удлиненные базидиоспоры способны заражать молодых щитовок. Те не погибают, но отстают в развитии, не образуют щита и размножаются лишь в исключительных случаях. Под грибной крышей всегда водятся также многочисленные здоровые животные, пользующиеся ее защитой. Многие из примерно 200 видов *Septobasidiales* живут на насекомых (прежде всего — на щитовках), вступая с ними в аналогичные сложные отношения.

Uredinales (ржавчинные) (см. табл. 31). Если (гаплоидные) базидиоспоры *Puccinia graminis* (стеблевой, линейной, или черной, ржавчины злаков) попадут весной на листья барбариса, они образуют в подходящих условиях проростковые гифы, внедряющиеся в его ткани. Сперва они разрастаются (преимущественно межклеточно), позже мицелий формирует между палисадной тканью и верхней эпидермой листа округлые подушки с небольшими вместилищами и выводными отверстиями (спермогонии, иногда называемые также пикнидами). Внутри них отшнуровываются мелкие бесцветные клетки (первая споровая форма — спермации, обозначаемые О). Они неспособны самостоятельно разрастаться в новый мицелий, распространяя инфекцию, а лишь дают оплодотворяющие мужские клетки, улавливаемые воспринимающими (женскими) гифами, которые выступают из спермогониев (пикнид) на поверхности листьев. Объединение ядер различного пола может происходить и путем слияния гифальных клеток внутри листа (*Puccinia graminis* — гетероталлический вид) (рис.

Таблица 31. Циклы развития ржавчинных грибов

Тип цикла	Смена хозяев	Споровые формы				
		Спермации	Эцидиоспоры	Уредоспоры (несколько поколений)	Телейтоспоры	Базидиоспоры
Краткое обозначение		0	I	II	III	
Eu-	+ или —	+ (—)	+	+	+	+
Brachy-	—	+ или —	—	+	+	+
Opsis-	+ или —	—”—	+	—	+	+
Micro-	—	—”—	—	—	+	+
(прорастают после периода покоя)						
Lepto-	—	—”—	—	—	+	+
(прорастают сразу)						
Endo-	—	—”—	+	—	—	+
Несовершенные ржавчинные грибы	—	—”—	—	+	—	—

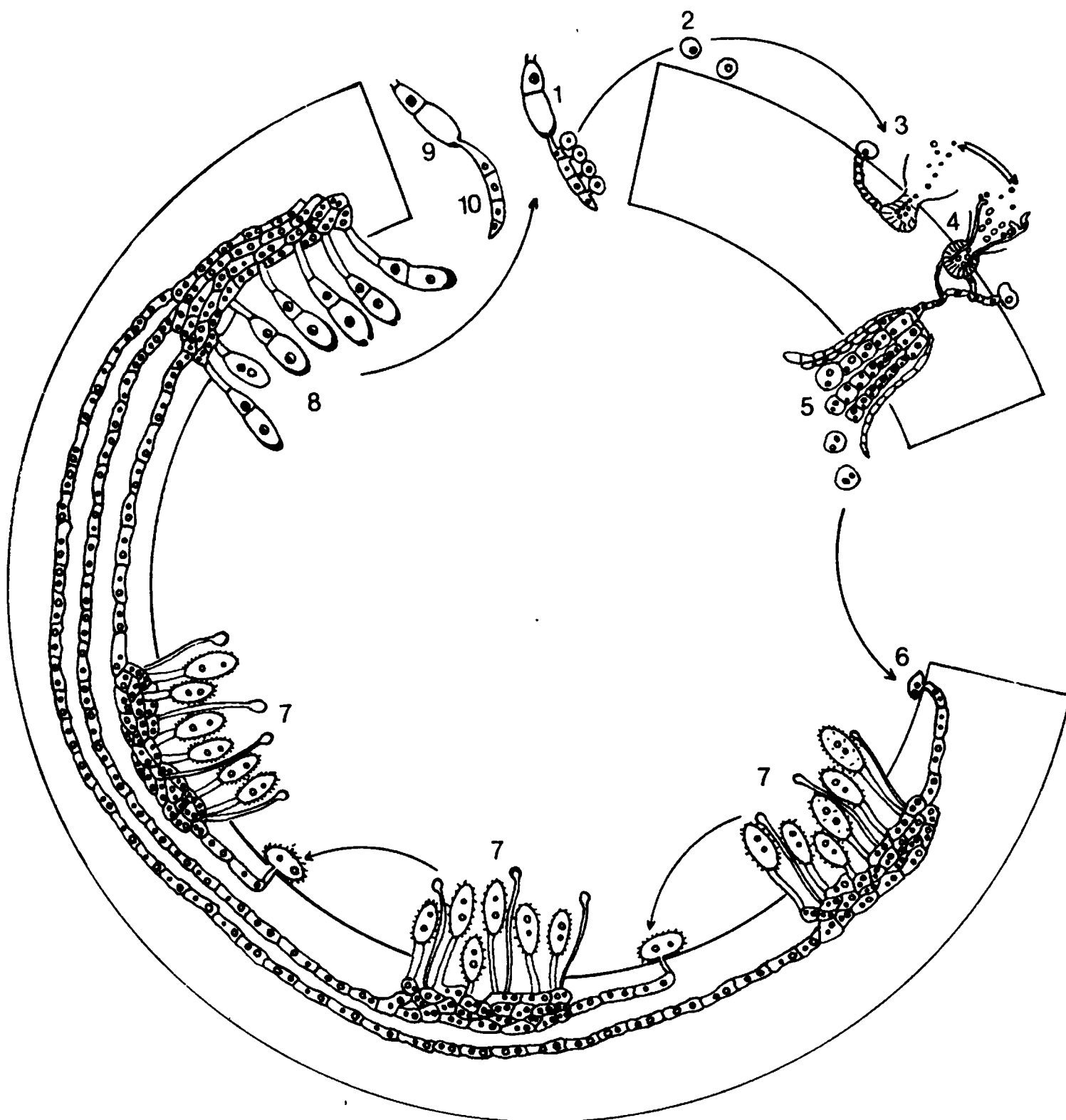


Рис. 175. *Puccinia graminis*. Схема развития: 1—базидиоспоры; 2—базидиоспоры, попавшие на лист барбариса; 3—заражение, образование гаплоидного мицелия и спермогониев (пикнид); 4—оплодотворение спермациями воспринимающих гриф, выступающих из листа; 5—образование эцидиев с дикариотичными эцидиоспорами; 6—заражение злака эцидиоспорой; 7—образование разных поколений уредосорусов с дикариотичными уредоспорами; 8—образование телейтосорусов с двуклеточными дикариотичными телейтоспорами (пробазидиями); 9—опавшая телейтоспора, образующая весной базидии (10) (по Blumer 1963).

175). Сразу же за появлением дикариотичных гриф под эпидермой нижней стороны листа образуются зачатки эцидиев. После оплодотворения комплементарные ядра передаются сюда от клетки к клетке. Здесь происходит дифференцировка на спороносную часть и однослойную стенку (псевдоперидий), которая позже бокаловидно раскрывается. Дикариотичные эцидиоспоры (вторая споровая форма, обозначаемая I) образуются в цепочках, растущих от основания эцидия, последовательно отшнуровываются и попадают в поток воздуха.

Со сменой ядерных фаз (с гаплоидной на дикариотичную) изменяются и паразитические свойства гриба. Эцидиоспоры неспособны заражать барбарис и инфицируют только злаки. Их проростковые гифы проникают через устьица в листья и стебли хозяина, где в зависимости от погодных условий образуют за более или менее короткие промежутки времени несколько поколений летних спороношений из одноклеточных желтоватых спор (уредоспоры, т. е. третья споровая форма, обозначаемая II). Те могут снова заражать злаки, и иногда за несколько недель пшеничное поле бывает не только инфицированным на 100%, но и каждое растение на нем становится усаженным тысячами уредоспороношений. Затем в созревающем злаке развиваются почти черные спороношения из зимних спор (телейтоспоры, т. е. четвертая споровая форма, обычно обозначаемая III). Они двуклеточные, довольно толстостенные, бурые, плотно скученные на ножках разной длины. После уборки урожая они остаются на растительных остатках, зимуют на почве и прорастают весной базидиями (см. рис. 175), на которых развиваются одноклеточные базидиоспоры (пятая споровая форма — IV), как изображено на рис. 176, *E. Puccinia graminis* разделяется на многочисленные физиологические формы, специализированные не только на определенных родах и видах злаков, но и на их отдельных сортах (физиологические расы). Гриб относится к числу опаснейших паразитов растений. Он ежегодно собирает с мирового урожая зерновых весомую дань и именно поэтому очень хорошо изу-

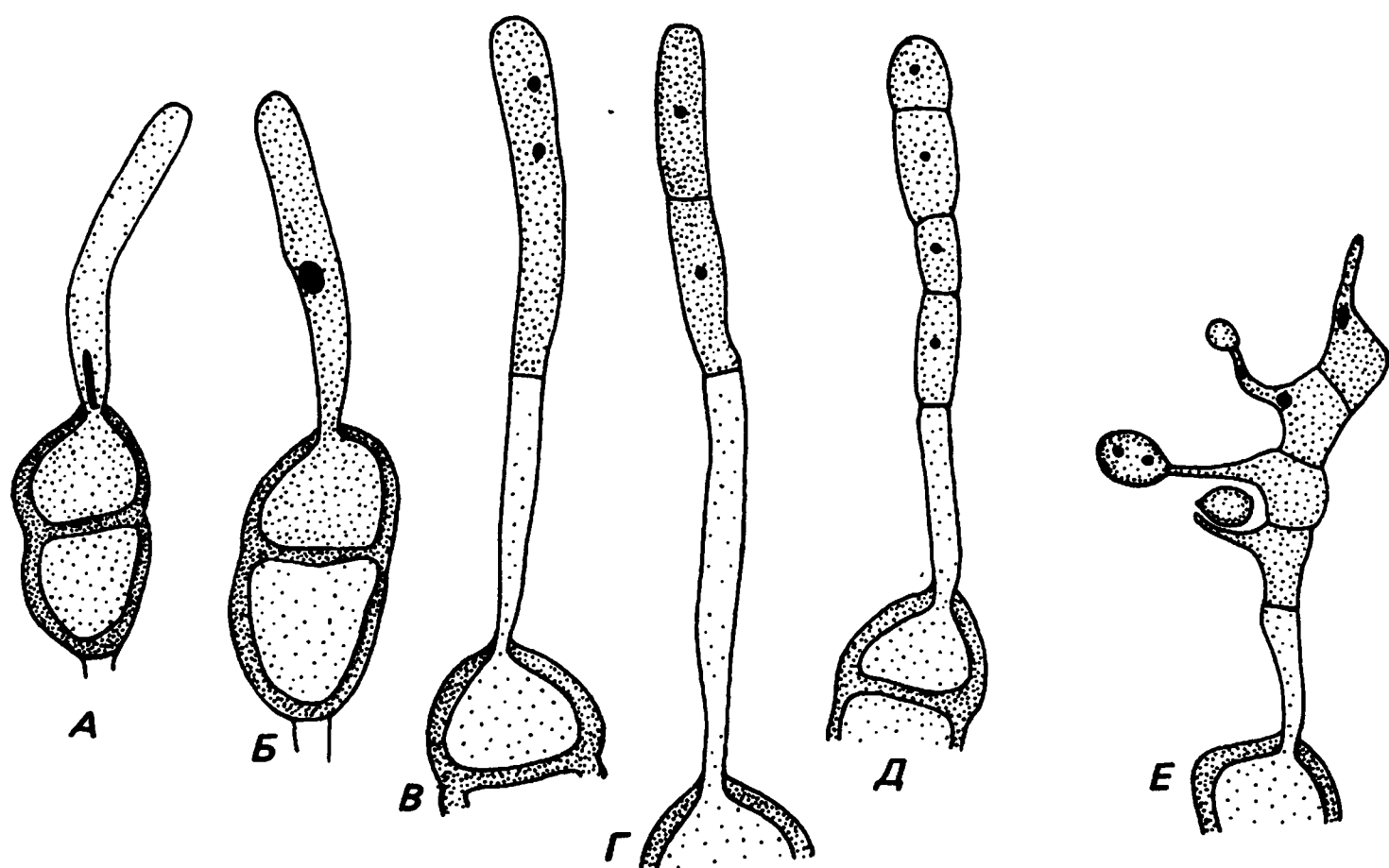


Рис. 176. Прорастание телейтоспоры *Puccinia purpurea*. А. Перемещение диплоидного ядра одной из клеток телейтоспоры в молодую базидию. Б. Базидия с диплоидным ядром. В—Д. Мейоз с образованием поперечных перегородок непосредственно после каждого этапа деления. Д. Четырехклеточная базидия. Е. Базидия со стеригмами и базидиоспорами, содержащими после митоза по два ядра ($\times 660$; по Kulkarni U. K., J. Univ. Poona, Sci. Techn. Sect. 24 [1963])

чен. Иногда его удается культивировать на питательных средах. Для некоторых других ржавчинных грибов также получены чистые культуры на лабораторных питательных средах, однако значительное большинство их — облигатные биотрофы.

Этот порядок насчитывает свыше 5000 видов, распространенных по всему миру, чаще всего строго специализированных относительно своих хозяев паразитов папоротников и цветковых растений. По биологии и развитию они чрезвычайно разнообразны. Наряду с видами, облигатно сменяющими хозяев между гаплоидной и дикариотичной фазами (разнохозяйность), известны и такие, все развитие которых проходит на одном и том же виде растения (однохозяйность); кроме форм с полным циклом развития (эвтип), как у *Puccinia graminis*, есть и формы с укороченным, когда отсутствует одна или несколько споровых форм (Brachy-, Opsis, Micro-, Lepto-, Endo- типы, см. табл. 31). В условиях климата с коротким вегетационным периодом подобные упрощенные циклы развития встречаются особенно часто. С другой стороны, за счет повторения отдельных поколений циклы могут удлиняться (например, при повторении эцидиальной стадии, но чаще — уредоспоровой). У несовершенных ржавчинных грибов известны только уредопоколения.

Этот порядок подразделяют на семейства по образованию телейтоспор (на ножках или без них, поодиночке или в цепочках) и морфологии эцидиев; больше всего видов известно у Pucciniaceae. У примитивных форм (например, обитающих на папоротниках Pucciniastraceae) телейтоспоры заключены в ткань хозяина; у более продвинутых Cronartiaceae и у некоторых Pucciniaceae они прорываются наружу и распространяются ветром.

Эцидии бывают окружены прочным псевдоперидием; если он отсутствует, соответствующее спороношение называют цеомой. Особый их случай известен у ржавчины груши (*Gymnosporangium sabinae*). Далеко выступающие из листа эцидии сначала закрытые, а при созревании их стенка вскрывается, образуя как бы решетку. Эцидии *Cronartium ribicola* (пузырчатой ржавчины веймутовой сосны), развивающиеся на сучьях *Pinus strobus* и других пятихвойных видов *Pinus*, пузыревидно вздуты (рис. 177).

Наряду с *Puccinia graminis* среди ржавчинных грибов много других важных паразитов растений, особенно — хлебных злаков (желтая ржавчина пшеницы — *Puccinia glumarum*, бурая ржавчина пшеницы — *P. triticina*, бурая ржавчина ржи — *P. dispersa*, ржавчина кукурузы — *P. sorghi*); биологически они сходны. Пятихвойным соснам (*P. strobus*, *P. cembra*) большой хозяйственный урон наносит иногда *Cronartium ribicola*; однако в этом случае (как и у *Gymnosporangium sabinae*) он вызывается гаплофазой.

Вместе с Septobasidiales и, возможно, с некоторыми Auriculariales (в современном объеме) ржавчинные грибы занимают среди базидиомицетов своеобразное положение, для обсуждения которого, правда, еще недостаточно информации. Они не образуют пряжек, и септальные поры здесь простые, как у Exobasidiales (и аскомицетов).

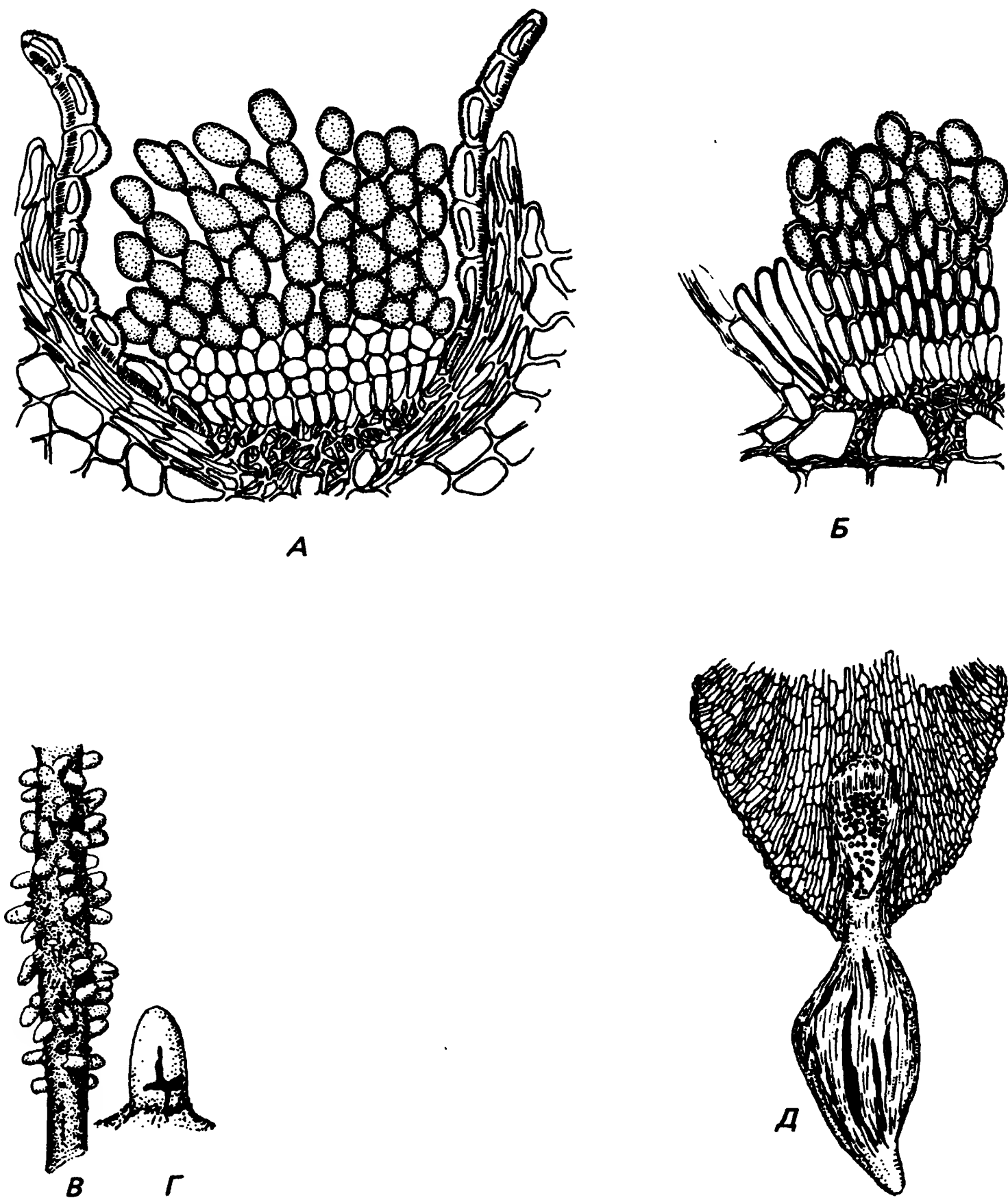


Рис. 177. Типы эцидиев у ржавчинных. *А.* Типичный эцидий *Puccinia persistens* на василистнике малом: псевдоперидий и образующиеся в цепочках эцидиоспоры. *Б.* Эцидий типа *Caeoma* гриба *Phragmidium tuberculatum* на шиповнике. *В, Г.* Эцидии типа *Peridermium* гриба *Cronartium ribicola* на ветвях сосны обыкновенной. *Д.* Эцидии типа *Roestelia*, образуемые *Gymnosporangium sabinae* на листьях груши (*А, Б:* $\times 500$; *В:* $\times 1$; *Г:* $\times 10$; *Д:* $\times 30$; *А, Б:* по Săvulescu, Tr., Monogr. Ured. Romana, Bucuresti 1, 2 [1953] 1166 p.; *В:* по Dietel P. Uredinales. Nat. Pfl. fam. I. Teil, Abt. 1 [1900] 24—81; *Г:* по Viennot-Bourgin G., Camp. paras. plantes, cult. 1, 2 [1953] 1850 p.)

Deuteromycota (Fungi imperfecti)

В эту группу «несовершенных» грибов мы помещаем анаморфы Asco- и Basidiomycota, а также подобные им формы с исключительно бесполом спороношением без смены ядерных фаз. Полная интеграция этих организмов в систему Asco- и Basidiomycota к настоящему времени невозмо-

жна, поэтому из практических соображений оправданы их рассмотрение как самостоятельного формального таксона и специальные наименования.

Тесные взаимосвязи с Asco- и Basidiomycota проявляются как в морфологии, так и в биохимии. Многие Fungi imperfecti фактически не только входят в жизненный цикл грибов этих отделов, но и, насколько изучено, их гифы, септы, поры в них, строение и химизм клеточных стенок, состав оснований ДНК (см. с. 80) совпадают в одних случаях с таковыми у типичных аскомицетов, в других — со свойственными базидиомицетам. Кроме того, такая взаимосвязь напрашивается, если виды, растущие только в бесполом состоянии, помещаются в тот же формальный род, что и достоверные анаморфы Asco- и Basidiomycota, как, например, у всех представителей формального рода *Penicillium* (и его сородичей) (например, рис. 121, с. 235: анаморфа *Penicillium* аскомицета *Talaromyces*) или у всех видов *Haplotrichum*, объединяемых с анаморфами базидиомицета *Botryobasidium* (рис. 163, см. с. 281).

Система несовершенных грибов также иерархическая. Их порядки, семейства и роды считаются формальными таксонами, что означает сходство, но не обязательно близкое родство между собой их представителей.

В большинстве случаев несовершенные грибы размножаются конидиями (см. с. 62), однако иногда хламидоспорами (см. с. 55), бульбиллами (см. с. 57) или склероциями.

1. Форма спороношения. Конидии могут формироваться непосредственно на мицелии, когда образующие их клетки происходят из субстратных или воздушных гиф, или же на особых гифальных конидиеносцах (конидиофорах). У ряда грибов конидиогенные клетки собраны в особые структуры — **конидиомы**, которые в принципе соответствуют плодовым телам аско- и базидиомицетов. Конидиомы весьма разнообразны. Они могут выглядеть как простое покрытие из компактного базального слоя и тесно стоящих поверх него конидиогенных клеток (ложе, или ацервулы, например, рис. 186, с. 304), напоминать перитеции Sphaeriales (см. с. 249; пикниды, например, рис. 187, с. 305) или находиться в полостях сложных строматических клубневидных образований. Существовавшее ранее строгое подразделение несовершенных грибов на Moniliales (конидии свободно в мицелии), Melanconiales (конидии в ацервулах) и Sphaeropsidales (конидии в полостях пикнид и стром), хотя и применимо для большинства из них, не подходит для всех. Поэтому — прежде всего из практических соображений — мы предпочитаем подразделение на гифомицеты (всеобъемлюще представленные в кн. Carmichael et al., 1980) и целомицеты (Sutton, 1980). Переходными между ними служат, например, формы с синнемами (собранными в пучки конидиеносцами, например, *Rhombostilbella*, рис. 41, см. с. 67) или спородохиями (клеточными клубневидными образованиями с поверхностными конидиогенными клетками, см. с. 57). Грибы, у которых известны только или преимущественно почкующиеся клетки, относят к бластомицетам.

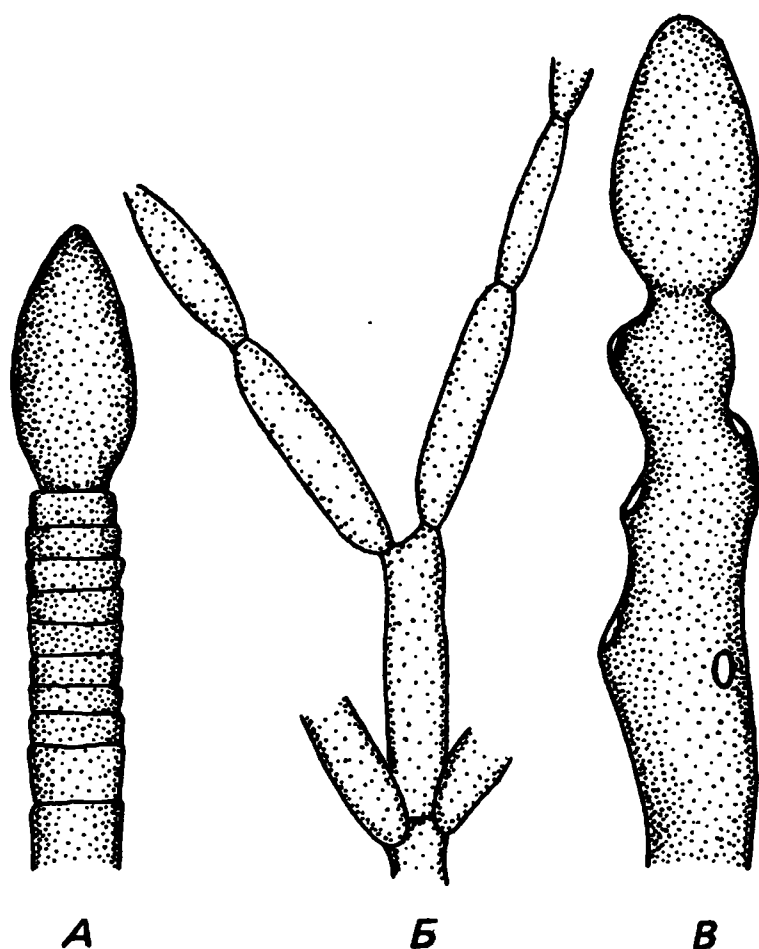


Рис. 178. Анаморфы видов *Venturia*. А. *Spilocaea* (*V. inaequalis*): аннелидный тип (базипетальное образование конидий). Б. *Karakulinia* (*V. carpophila*): акропетальные цепочки бластоконидий. В. *Fusicladium* (*V. pirina*): симподиальное образование конидий на растущем конидиеносце (примерно $\times 1000$; по Madelin M. F. in: Kendrick B. C., The whole fungus. Nat. Mus. of Canada, Ottawa and The Kananaskis Found, 1979, p. 63—79)

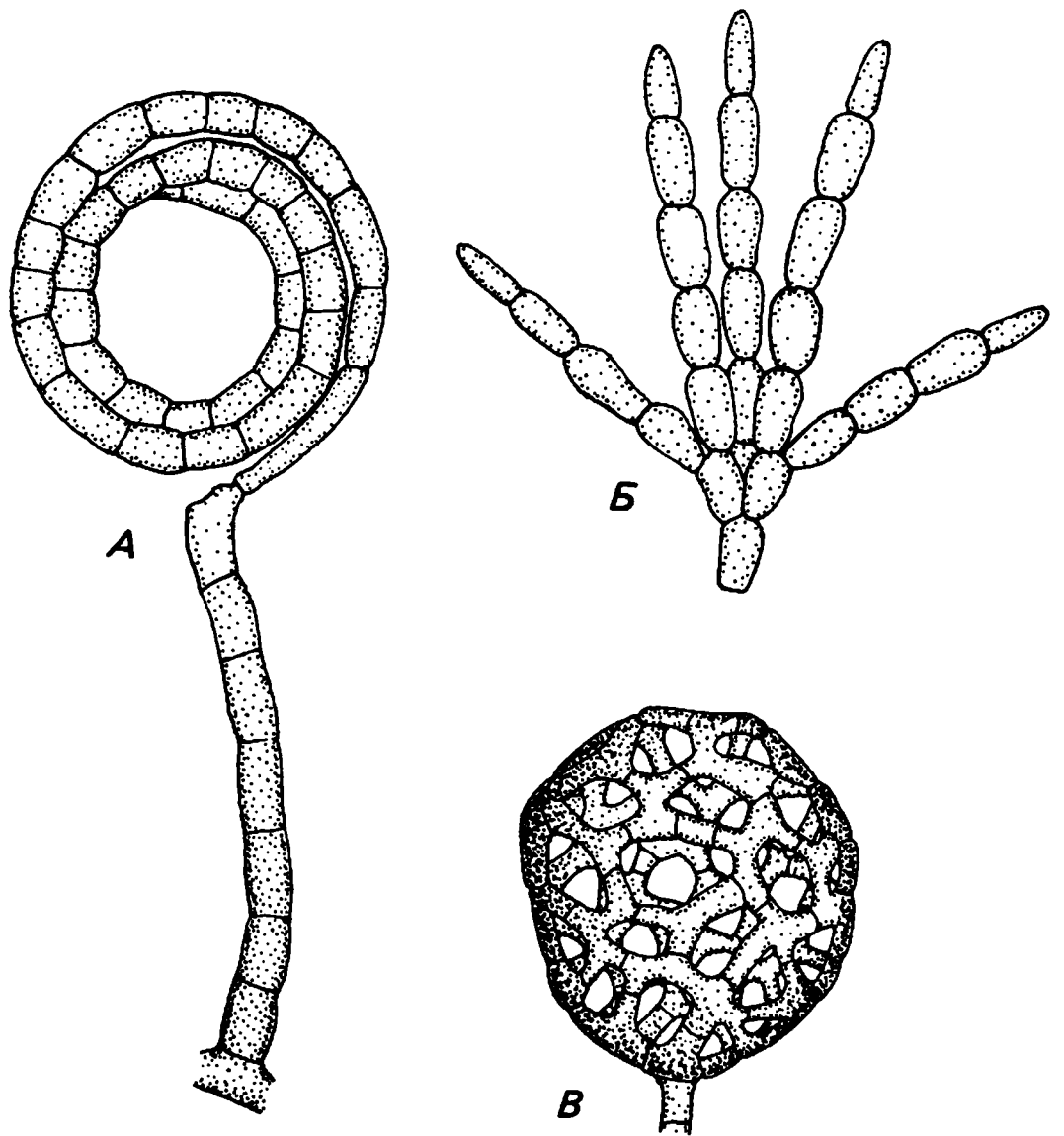
Еще одна сложность при отнесении несовершенного гриба к той или иной форме спороношения возникает иногда в чистых культурах. Молодые талломы могут сперва образовывать конидии свободно в мицелии, но позже конидогенные структуры объединяются в ложа, а в конечном счете развиваются пикниды. Только знание всего развития (онтогенеза) гриба позволяет выделить определяющую, т. е. наиболее развитую форму, спороношения.

2. Формирование конидий. Как подробно описано в общей части (см. с. 64 и далее), конидии развиваются двумя основными способами, а именно путем расчленения уже существовавших гиф (таллоконидии) и почкования клеток (бластоконидии). В пределах обоих типов можно различать еще несколько тенденций, однако оказалось, что для выяснения родственных связей (оцениваемых, например по анаморфам аско- и базидиомицетов) они годятся не всегда. Например, в пределах аскомицетового рода *Venturia* (см. с. 257) встречаются три таких видоспецифичных варианта (рис. 178). С другой стороны, конидиальные формы с одним и тем же типом развития могут быть анаморфами совершенно различных, неродственных между собой аскомицетов. Как бы там ни было, этот признак остается необходимой основой различения формальных родов несовершенных грибов.

3. Признаки конидий. Форма, септированность и окраска конидий представляют собой третью группу признаков, используемых в формальной систематике несовершенных грибов.

Форма. Шаровидная, цилиндрическая, эллипсоидная, чечевицеобразная, двустороннеконическая, веретеновидная, булавовидная, яйцевидная, спирально или винтообразно закрученная (геликоидная, рис. 179, А), пальчато-разветвленная (ставроспора, рис. 179, Б), в виде полых шаров из сетевидно соединенных клеток (рис. 179, В).

Рис. 179. Формы конидий у: *A*—*Helicosporium ranacheum* (геликоспоры); *Б*—*Speiropsis pedatospora* (ставроспоры); *В*—*Clathrosphaerina zalewskii* (клатроспоры) ($\times 1000$; по Tubaki K., Hattozi J., Bot. Lab. 20 [1958] 142—244)



Септированность. Одноклеточные (несептированные = амероспоры), двуклеточные (просто септированные = дидимоспоры), многократно поперечно септированные (фрагмоспоры), сетчато септированные (с поперечными и продольными септами = диктиоспоры).

Окраска. Неокрашенные или светлые (гиалиновые, гиалоспоры), темноокрашенные (чаще всего буроватые, феоспоры).

Прочие признаки. Всевозможная орнаментация; слизистые, нитевидные, щетинистые придатки; проростковые щели.

Формальные семейства часто подразделяют по степени септированности конидий на подгруппы Amerosporae, Phaeosporae, Hyalodidymae, Phaeodidymae, Dictyosporae и т. д. То, что при таком подходе близкородственные грибы иногда оказываются отнесенными к далеко отстоящим друг от друга формальным таксонам,— следствие искусственности системы, оправданной простотой пользования.

Система Fungi imperfecti. Универсально приемлемого принципа классификации несовершенных грибов до сих пор нет. Ни традиционное использование в ней спороношений и спор, ни более современный учет онтогенеза конидий, а также установленных или предполагаемых связей с таксонами аско- или базидиомицетов не удовлетворяют практическим потребностям. Ни одна система до сих пор не смогла однозначно распределить виды, у которых больше одного бесполого спороношения. Так, формы рода *Fusarium* (ср. рис. 183), образующие только одноклеточные палочковидные или эллипсоидные микроконидии, неопределимы с помощью обычных ключей. Так же мало надежды разобраться с формами, де-

монстрирующими наряду с гифомицетным пикнидиальное или наряду с энтеробластическим голобластическое образование конидий. В литературе (прежде всего, Carmichael et al., 1980 и Sutton, 1980) различаются две достаточно обособленные группы — гифомицеты и целомицеты, тогда как дрожжевидные несовершенные грибы Лоддер (Lodder, 1970) и Барнетт и др. (Barnett et al., 1979) называют бластомицетами.

Если у одного вида грибов разные формы спороношений, следует пользоваться названием наиболее развитой (дифференцированной); абсолютный приоритет здесь у названий телеоморф (см. с. 157). В фитопатологии и других прикладных областях принято, однако, использовать укоренившиеся названия отдельных стадий, даже если они не удовлетворяют номенклатурным правилам.

Гифомицеты (Moniliales). *Penicillium notatum*¹, из которого впервые получен пенициллин (см. с. 134), образует в природе и на твердых питательных средах талломы из бесцветных септированных гиф. От них отходят прямостоячие конидиеносцы изображенного на рис. 180 типа, образующие в своей верхней части первичные, а иногда и вторичные разветвления (метулы I и II); на их вершинах располагается по пучку фиалид, которые формируют в базипетальной последовательности энтеробластические (см. с. 64) конидии, соединенные в длинные цепочки и выглядящие в массе зелеными. Конидиеносец вместе с цепочками конидий похож под лупой на маленькую кисточку (лат. «penicillus»), откуда русские названия «кистевик» или «кистевая плесень». Род *Penicillium* включает примерно

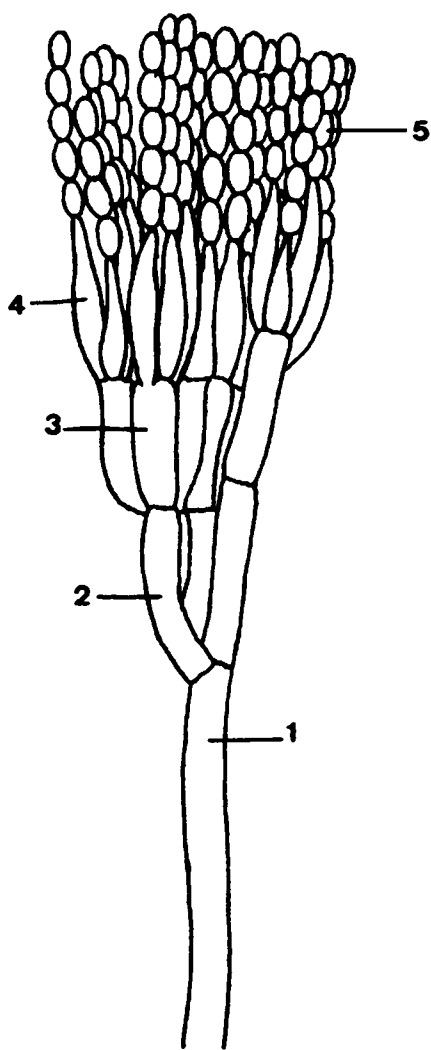
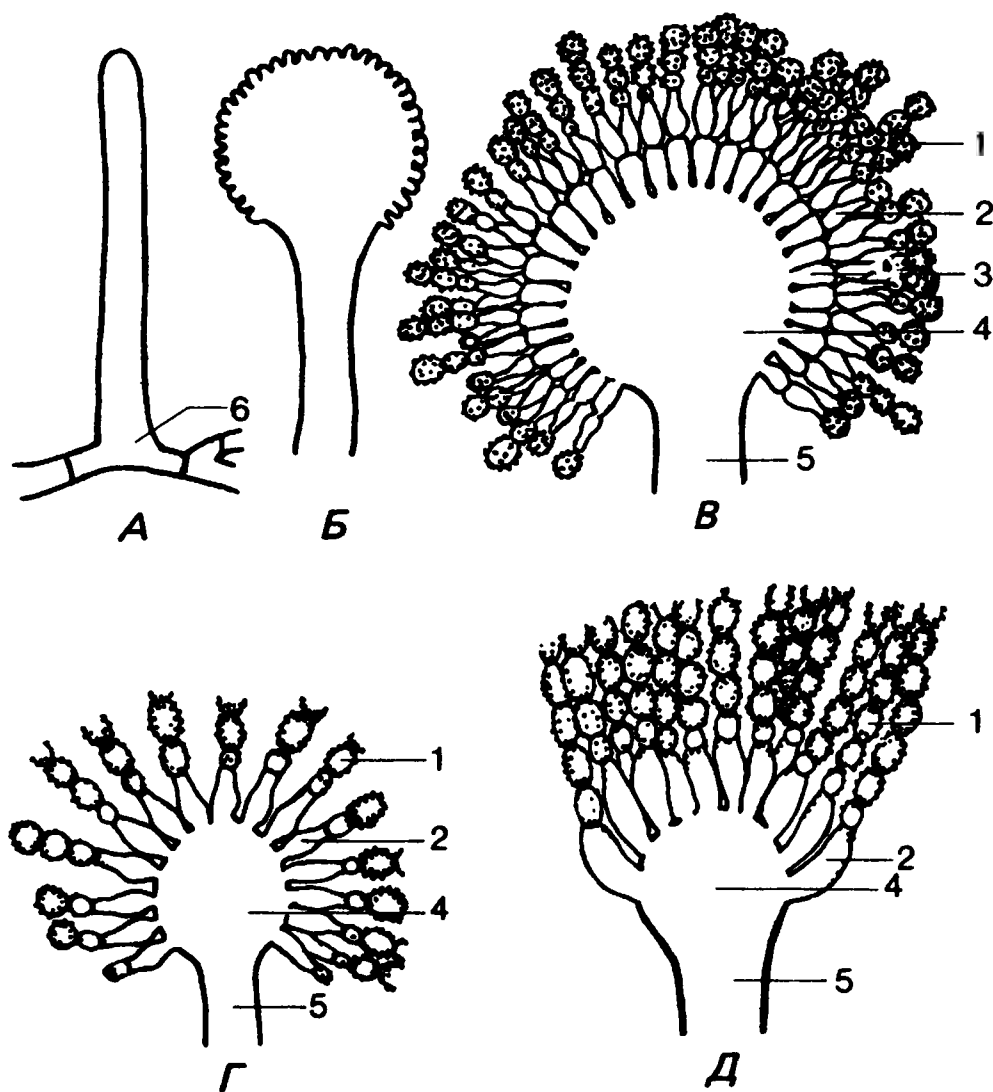


Рис. 180. *Penicillium chrysogenum*: 1 — конидиеносец; 2, 3 — метулы первого и второго порядков; 4 — фиалиды; 5 — цепочки конидий (примерно $\times 600$)

¹ Согласно современным данным, *Penicillium notatum* и *P. chrysogenum* — один вид, для которого должно быть сохранено второе название. — Прим. пер.

Рис. 181. *Aspergillus* (Moniliales). *A—B. A. niger*: *A*—закладка конидиеносца; *Б*—начало дифференцировки конидиогенного аппарата; *В*—головка с метулами, фиалидами и конидиями. *Г. A. niveo-glaucus*. *Д. A. fumigatus*: 1—фиалоконидии; 2—фиалиды; 3—метулы; 4—пузырь (везикула); 5—конидиеносец; 6—основание конидиеносца (*A—B*: $\times 170$; *Г, Д*: примерно $\times 400$; *A—Г*: по Raper, Fennell)



150 видов (Raper, Thom, 1949; Pitt, 1979), из которых примерно треть — анаморфы Eurotiales (например, *Eupenicillium*, *Talaromyces*).

У представителей формального рода *Aspergillus* (отчасти это также анаморфы *Eurotiales*, например, *Eurotium*, *Emericella* и др.) фиалиды образуются либо непосредственно на апикальном вздутии неразветвленной вершины конидиеносца, либо на метулах, сидящих на таких вздутиях (см. рис. 181).

Arthriniium cuspidatum встречается на старых стеблях ситников. Его бурые короткочленистые гифы распространяются по субстрату, некоторые внедряются в ткань хозяина. На поверхностном мицелии дифференцируются лежащие или иногда прямостоячие конидиеносцы, которые отличаются мощными темноокрашенными сближенными между собой поперечными стенками. Своеобразной формы конидии (рис. 182, *Б*) образуются на шиповидных боковых выростах конидиеносцев и легко отпадают. Их роговидные концы загнуты наружу, а у похожего вида, встречающегося на ожиках, — внутрь (рис. 182, *А*).

К Moniliales также относятся многочисленные важные паразиты растений, в частности возбудители увяданий из родов *Fusarium* (например, *F. solani* с макроконидиями, рис. 183, *А*, микроконидиями и хламидоспорами) и *Verticillium* (см. рис. 45, *А, Б*) или листовых пятнистостей (например, *Cercospora personata* у земляного ореха, рис. 183, *В*). При известных обстоятельствах они вызывают большие потери урожая. *Pithomyces chartarum* (рис. 183, *Б*) — причина отравлений пораженной им травой скота на пастбищах в аридных зонах (микотоксикозы, см. с. 146).

Кожные грибы (дерматофиты) животных и человека также часто спо-

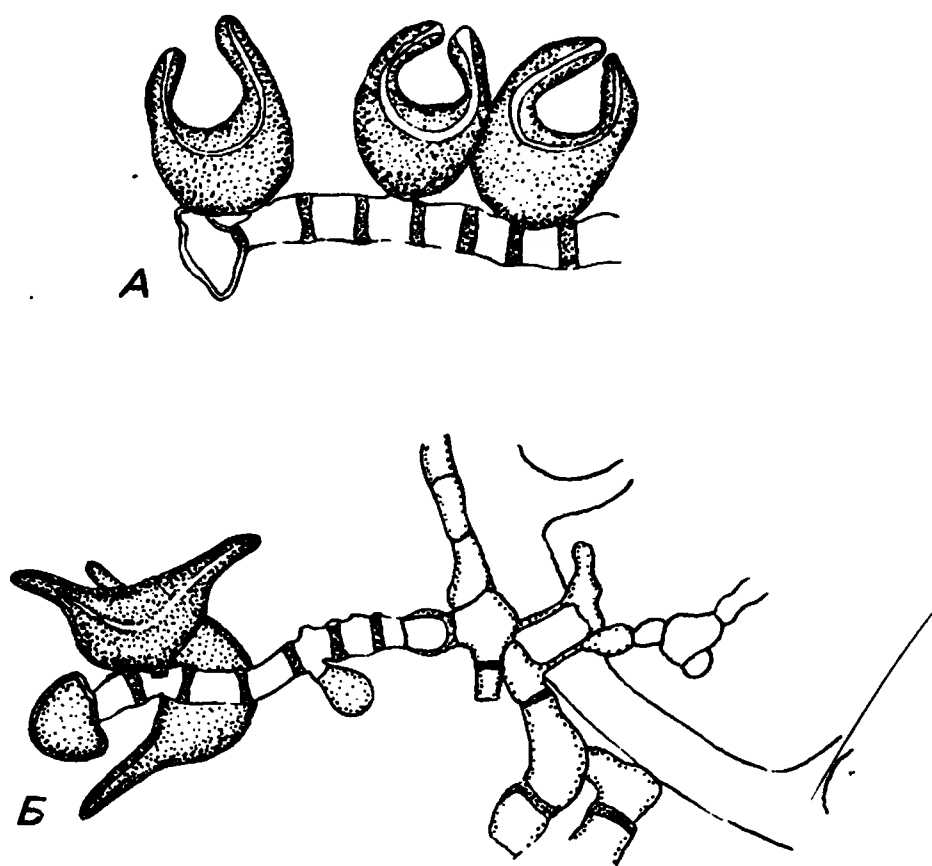


Рис. 182. *A. Arthriniuи luzulae* (паразит ожик): конидиеносец с радул-спорами и концевой клеткой в форме наковальни. *Б. A. cuspidatum* (паразит ситников): часть таллома с гифами, конидиеносцами и конидиями ($\times 500$; по Ellis M. B., Dematiaceous Hyphomycetes, CMI, 1971)

рулируют в лаборатории по типу Moniliales. Хотя у некоторых из них установлено образование телеоморфы (ср. Gymnoascaceae, с. 236), на практике все еще применяются традиционные названия анаморф. Способ образования конидий у этих грибов сейчас называют «таллическим» (см. с. 64), например, у *Trichophyton* (рис. 184, Б, Ж, 185, А), *Epidermophyton* (рис. 184, Б) и *Microsporum* (рис. 184, Б—Ж). Многие из них формируют, наряду с относительно крупными, чаще всего поперечно септированными макроконидиями также (иногда — только) микроконидии («алевриоконидии»).

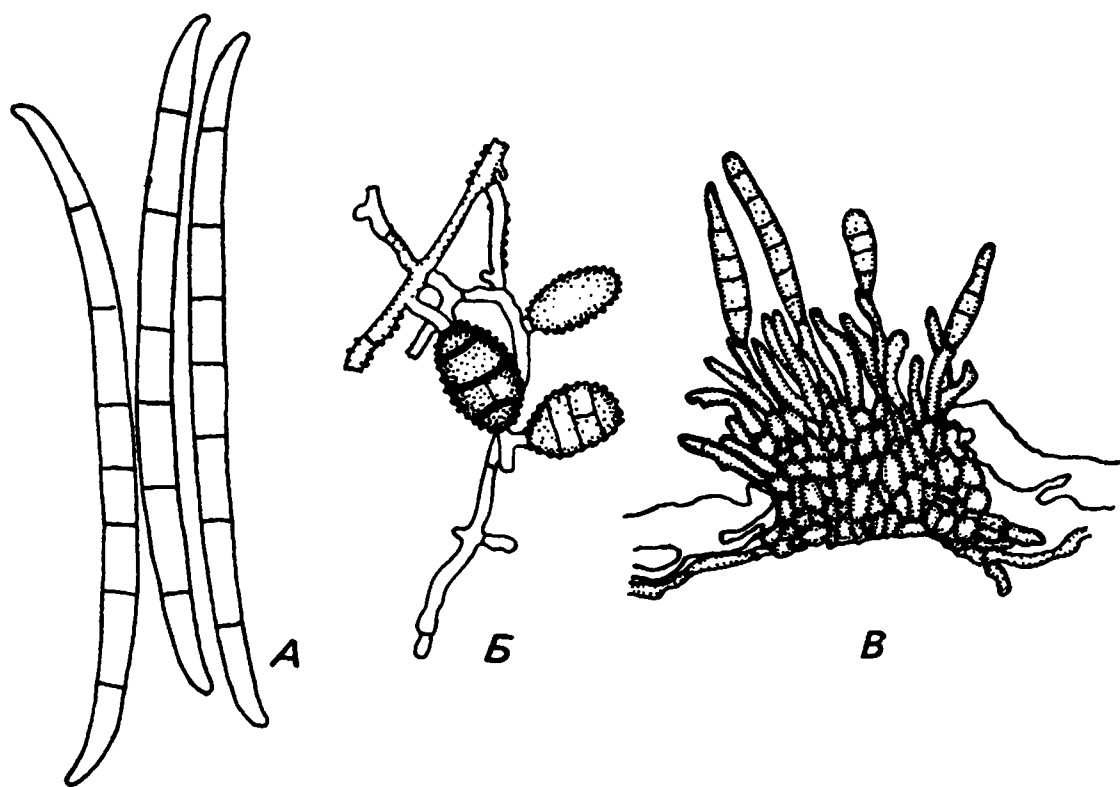


Рис. 183. Moniliales. *А. Fusarium solani*: конидии. *Б. Pithomyces chartarum*: конидии на разных стадиях развития. *В. Конидиальная подушка Ceroшpora personata*, эндемического возбудителя листовой пятнистости арахиса (*А*: $\times 700$; *Б*: $\times 500$; *В*: $\times 400$; *А*: по Toussoun T. A., Nelson P. E., A pictorial guide ident. Fusaria, Penn. State Univ. press, 1968, 1—57; *Б*: по Ellis M. B. Mycol. Pap. 76 [1960]; *В*: по Woodroof N. C. Phytopath. 23 [1933] 627—640)

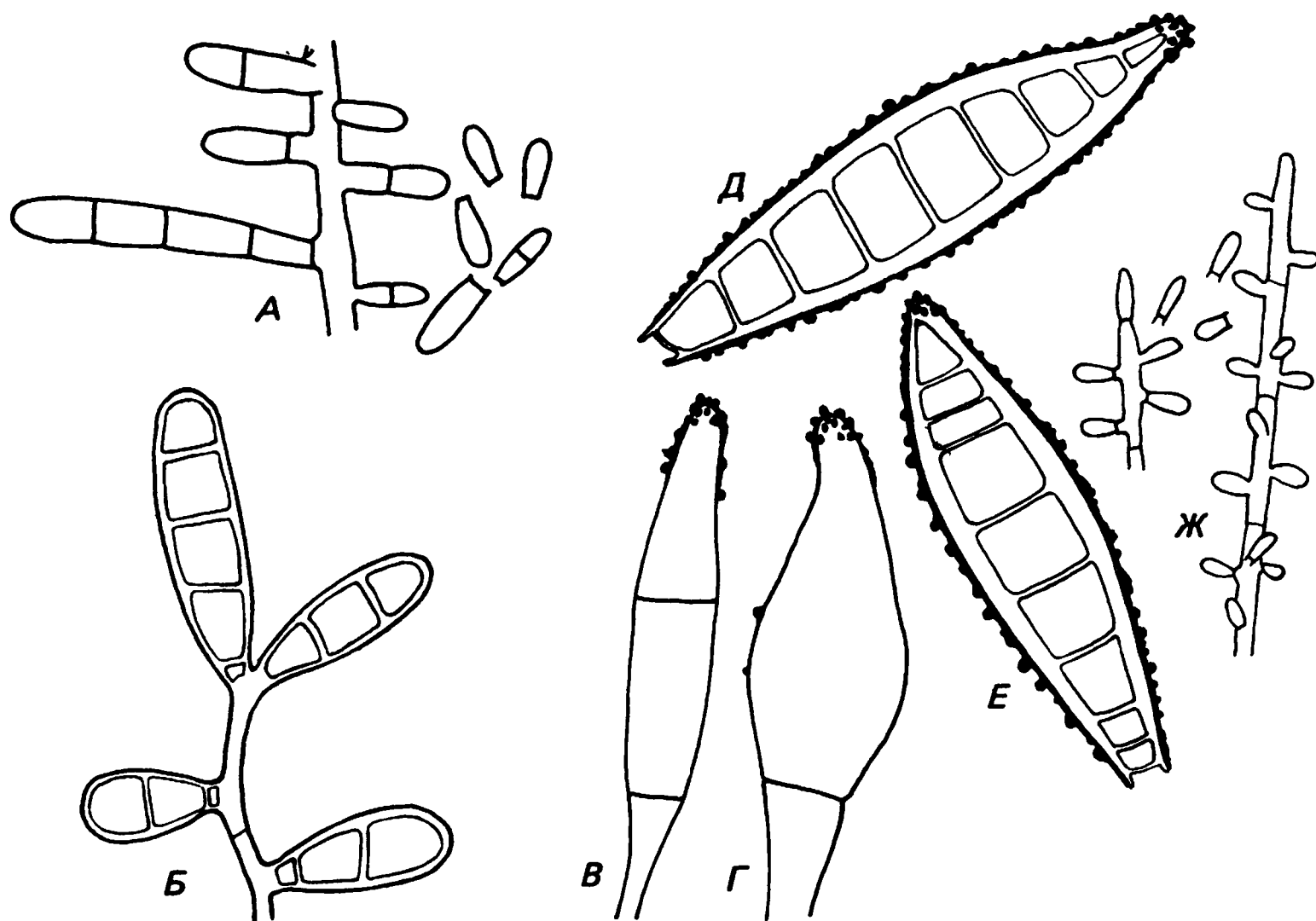


Рис. 184. Бесполое спороношение дерматофитов (ср. рис. 185). А. *Trichophyton terrestre*, единственная конидиальная форма. Б. *Epidermophyton floccosum*, единственная конидиальная форма. В—Ж. *Microsporum canis*: В, Г—стадии развития макроконидий; Д, Е—зрелые макроконидии; Ж—микроконидии (примерно $\times 1000$)

К гифомицетам относится больше половины дейтеромицетов. Систематика их затруднительна. Попытки заменить традиционное подразделение на формальные семейства более рациональным, к сожалению, еще не привели к убедительной классификации, охватывающей все относимые сюда грибы. *Penicillium*, *Verticillium*, *Fusarium* и дерматофиты все еще помещают в формальное семейство Moniliaceae (нет образования меланина, поэтому гифы и конидиальные структуры бесцветные или лишь слегка пигментированные); *Arthrini*, *Pithomyces* и *Cercospora* из-за окрашенных меланином гиф или конидий выделяют в Dematiaceae. Некоторые авторы различают, кроме того, формальные семейства Stilbaceae (спороношения с коремиями, например, *Rhombostilbella*, рис. 41) и Tuberculariaceae со спородохиями (см. с. 57).

Целомицеты (Melanconiales и Sphaeropsidales). На многих видах двудольных, в том числе на таких хозяйственно важных культурных растениях, как банан, фасоль и клевер, листовые пятнистости и гниль стебля и/или плодов вызывают различные расы *Colletotrichum gloeosporioides*. Некоторые из них можно идентифицировать как конидиальные формы аскомицета *Glomerella cingulata* (Sphaeriales). У других полового спороношения не обнаружено. Попадая на подходящего хозяина, конидия в благо-

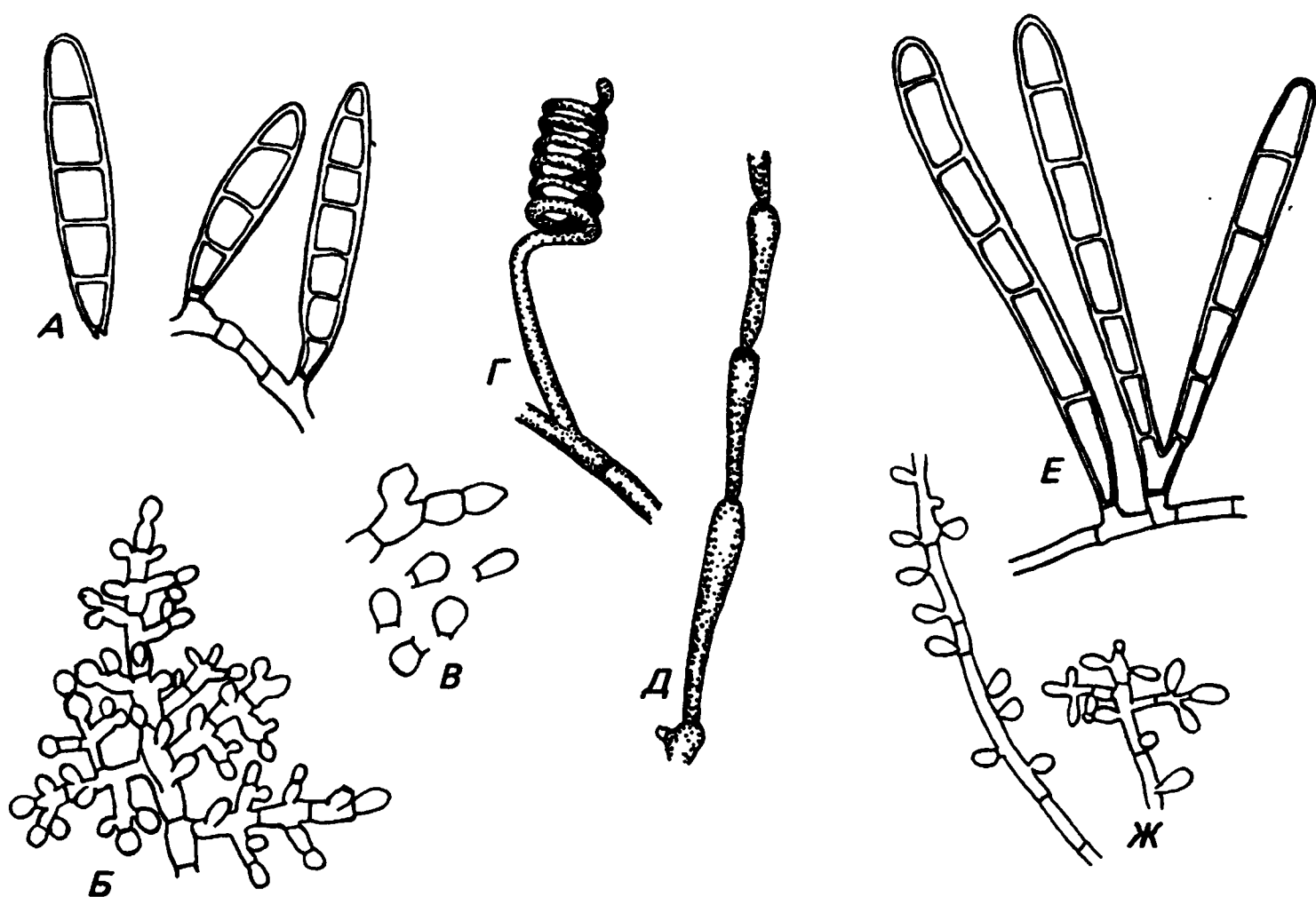


Рис. 185. Бесполое спороношение дейтеромицетов-дерматофитов (Moniliales). *A—B. Trichophyton mentagrophytes*: *A*—макроконидии («веретена»); *Б*—микроконидии на разветвленном конидиеносце («виноградная гроздь»); *В*—отдельные микроконидии. *Г*. Спиральный придаток, наблюдаемый у некоторых дерматофитов. *Д*. Булавовидная грифа («ракета»), широко распространенная у дерматофитов и аскомицетов семейства Gymnoascaceae (Eurotiales). *Е, Ж. Т. rubrum*: *Е*—макроконидии; *Ж*—микроконидии (*А, Б, Г—Ж*: примерно $\times 1000$; *В*: примерно $\times 1500$)

приятных условиях прорастает трубкой, на которой возникает апрессорий (см. с. 50), а из него — инфекционная гифа, внедряющаяся в ткань хозяина. Гриб распространяется, убивает отдельные клетки хозяина и даже целые участки его тканей и, наконец, спорулирует в некротических зонах. В отмершей эпидерме он образует ацервулы, из которых, плотно прилегая друг к другу, вырастают длинные конидиеносцы. От них отпочковываются одноклеточные бесцветные эллипсоидные конидии: при определенных внешних условиях в ацервулах развиваются также темные щетинки (рис. 186).

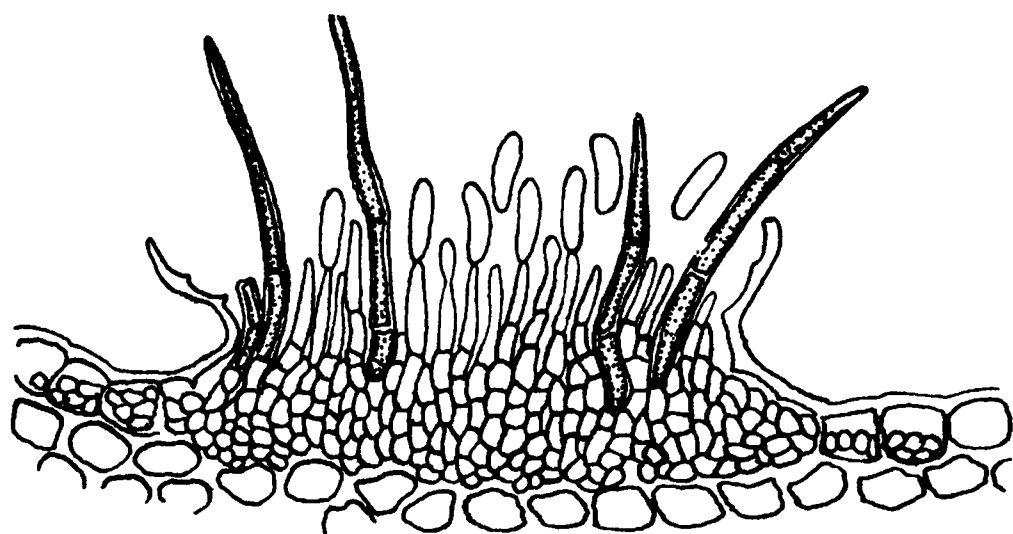


Рис. 186. Дейтеромицет *Colletotrichum gloeosporioides* (Melanconiales), срез конидиального ложа (ацервула) со щетинками (setae) ($\times 330$); по von Arx J., Verh. K. Nederl. Acad. Wetensch. Afd. Naturkunde, Tweede Reeks, Deel 51, No. 3 [1957] 1—153).

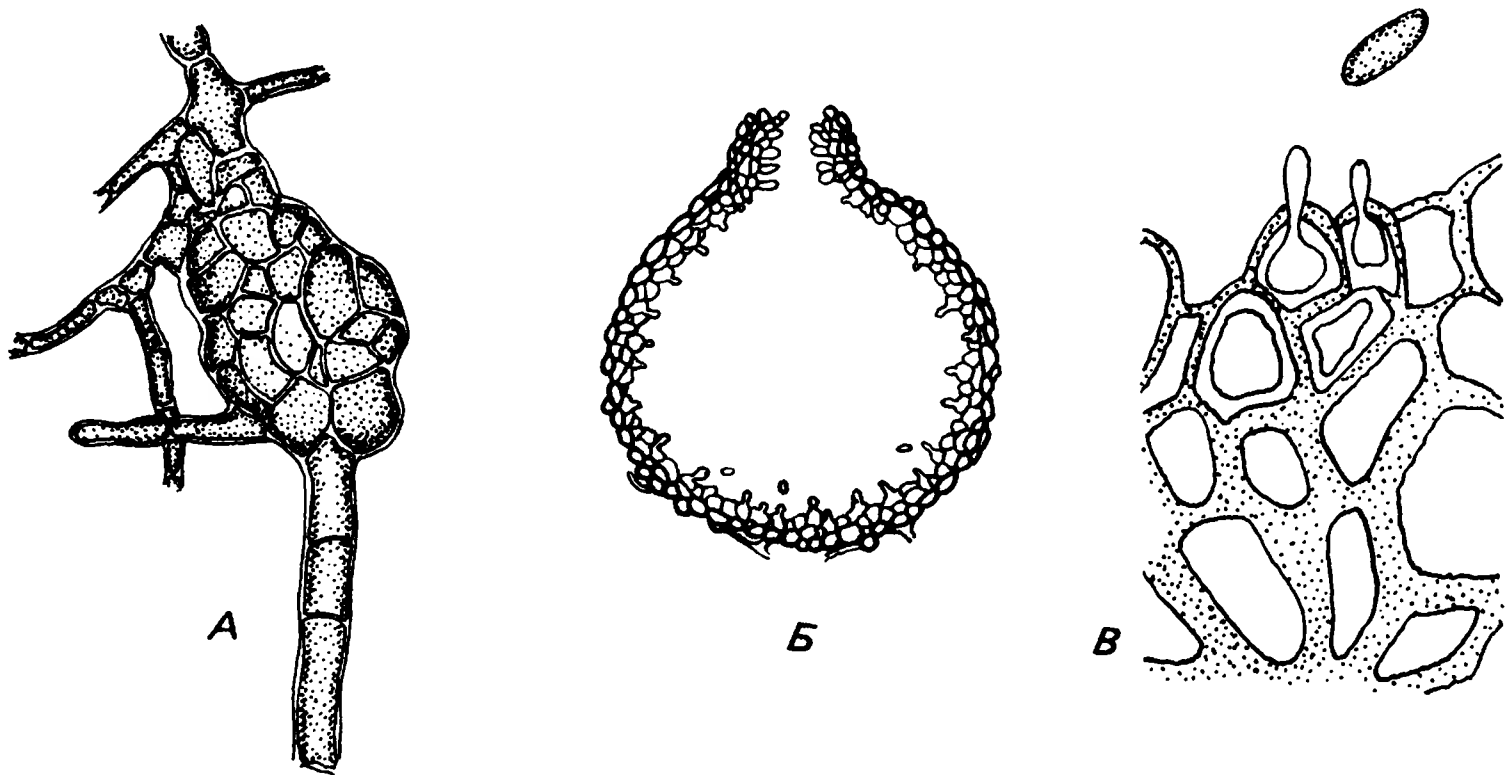


Рис. 187. А. Примордий пикниды *Phoma herbarum*. Б. Пикнида *Phoma* sp. в разрезе. В. Образование конидий у *Ph. herbarum* (А: $\times 660$; Б: $\times 80$, В: $\times 1000$; А, В: по Boerema G. A., Persoonia 3 [1964] 9—16; Б: по Boerema G. A. et al., Persoonia 4 [1956] 47—48)

К меланкониевым целомицетам относят свыше тысячи видов; отчасти это (как и сферопсидные, см. ниже) бесполое спороношение иноперкулятных дискомицетов или пиреномицетов; многие — паразиты растений, например спороношения типа *Gloeosporidiella* видов *Drepanopeziza* (Leotiales), вызывающие листовые пятнистости у смородины.

Phoma herbarum живет как сапротроф на сухих стеблях трав, образуя на них темные плодовые тела (пикниды): гифальная клетка вздувается, делится подобно примордию плодового тела *Leptosphaerulina australis* во всех направлениях (см. рис. 118) и разрастается в шаровидноеместилище. В его лизогенной центральной полости сперва распространяется масса мелких эллипсоидных клеток. По мере развития плодового тела их рост и деление упорядочиваются и образуется тонкий слой, выстилающий внутреннюю стенку плодового тела. Вскоре начинается спорообразование, и каждая из этих мелких клеток неоднократно почкуется, оставаясь на одном и том же месте. Связанные в цепочки одноклеточные эллипсоидные конидии до созревания накапливаются в полости пикниды (рис. 187).

Несколько тысяч видов сферопсидных целомицетов подразделяют на несколько семейств. *Phoma* относится к Sphaeropsidaceae; другие представители этого семейства образуют плодовые тела на или в стромах (см. с. 230). Leptostromaceae — это Sphaeropsidales со щитовидными, а Discellaceae — с бокаловидными (напоминающими апотеции) пикнидами. Соответственно внешне плодовые тела здесь подобны таковым у пиреномицетов и дискомицетов (Ascomycetes, подкласс Euascomycetidae).

Бластомицеты (несовершенные = анаскоспоровые «дрожжи»). Дрожжевидные грибы, которые развиваются только в бесполом состоянии, по-

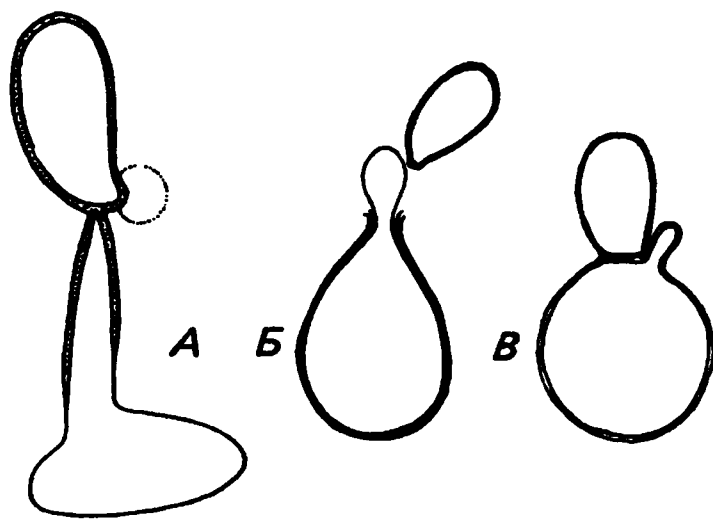


Рис. 188. А. Образование баллистоспор (конидий) у *Sporobolomyces roseus*. Б. Фиалидно-энтеробластическое отпочковывание конидий у *Rhodotorula*. В. Симподиально-голобластическое отпочковывание конидий у *Apiotrichum* ($\times 1000$; А: по Lodder J., Kreger-van Rij N. J. W., The Yeasts, North-Holland Publ. Co., Amsterdam 1952; Б, В: von Arx J. A., Weijman A. C. M., Ant. van Leeuwenhoek 45 [1979] 547—555)

хожи, иногда во всем, если не считать отсутствующих телеоморф, на эндомицеты (например, *Candida*, рис. 11), устомицеты (*Sporobolomy cetales*, например *Sporobolomyces*, *Rhodotorula*, рис. 188, А, Б) или базидиомицеты (*Filobasidiaceae*, например *Apiotrichum*, рис. 188, В).

Род *Candida* (в ограниченной трактовке von Arx et Weijman) охватывает дрожжи с голобластическим мультилокулярным почкованием (ср. рис. 100). Представители рода *Sporobolomyces* часто окрашены в желтоватый или красноватый цвет и подобно фиалидам отпочковывают клетки у спорогенного локуса в базипетальной последовательности; правда, при этом образуются «воротнички», число которых соответствует числу почкований, а стенка материнской клетки строится из такого же числа слоев (рис. 188, Б). У *Sporobolomyces* известны также активно отбрасываемые баллистоспоры (рис. 188, А). Виды, относящиеся к родам *Apiotrichum* и *Trichosporon*, родственны *Filobasidiaceae* (см. с. 290); иногда они образуют мицелий с пряжками и долипорово-парентесомными септами. Почкование у них обычно голобластически-симподиальное (рис. 188, В).

Близкое родство одних несовершенных дрожжей с эндомицетами, других — с *Basidiomycota* прослеживается и химически. Виды только со следами хитина в клеточных стенках и содержанием ГЦ-пар ДНК (табл. 10, с. 078) меньше 50% близки к первым, а те, у которых хитина больше 5%, а ГЦ-пар больше 50% — ко вторым.

Литература

Всю совокупность публикаций о грибах и связанных с ними проблемах в настоящее время охватить практически невозможно. Даже использованная нами литература столь обширна, что мы из соображений объема вынуждены отказаться от ее полного перечисления. Слишком многочисленные ссылки, по большей части полезные только для специалиста, осложнили бы общее восприятие.

Приводимый список должен облегчить выбор материала для более углубленного знакомства с отдельными вопросами. Везде, где можно, мы цитируем последние обзорные работы, в которых можно найти также более полную библиографию. Микологические журналы, которые мы приводим после списка литературы в качестве дополнения к нему, указаны в виде названий с другими важными для их поиска данными.

Книги и отдельные монографические работы

Данный список разделен на общую и систематическую части. При отнесении работы к той или другой из них мы руководствовались планом соответствующей публикации. Если она подразделена в соответствии с системой грибов, значит, посвящена систематике, даже если (что, как правило, и бывает) содержит важную информацию общего характера. То же относится и к экскурсам в область систематики в литературе общего раздела. Сведения по общей микологии содержатся, кроме того, в журналах по общей ботанике, биохимии и т. д.

Общая микология

- Ahmadijan V., Hale M. E.* (Hrsg.) 1973. The Lichens. Academic Press, New York, 697 S.
- Ainsworth G. C.* 1971. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 6 Aufl. Commonwealth Mycological Institute, Kew, England, 663 S. Представленные в алфавитном порядке определения микологических понятий и названия таксонов от рода и выше.
- Ainsworth G. C.* 1976. Introduction to the history of Mycology. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 359 p.
- Ainsworth G. C., Austwick P. K. C.* 1973. Fungal Diseases of Animals. 2. Aufl. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Slough, England, 216 p.
- Ainsworth G. C., Sussman A. S.* (Eds.) The Fungi. An Advanced Treatise. Academic Press, New York. 1965: Vol. I. The Fungal Cell, 748 p. 1966: Vol. II: The Fungal Organisms. 805 p. 1968: Vol. III. The Fungal Population Ecology, 738 p. Обзорные работы многочисленных авторов по различным аспектам микологии (том IV А и В см. ниже: Ainsworth, Sparrow, Sussman в разделе библиографии «Микологическая систематика»).
- Batra L. R.* (Ed.) 1979. Insect-Fungus Symbiosis. Nutrition, Mutualism, and Commensalism. Allanheld, Osmun + Co., Montclair N. J. USA, Wiley + Sons, New York, 276 p.
- Beckett A., Heath I. B., McLaughlin* 1974. An Atlas of Fungal Ultrastructure. Longman. London, 221 p.

- Booth C.* (Ed.) 1971. *Methods in Microbiology*. Vol. 4. Academic Press, London and New York, 795 p. Микологические лабораторные методы, подробно описанные 26 компетентными авторами.
- Böttcher W.* 1974. *Technologie der Pilzverwertung*. Biologie, Chemie, Kultur, Verwertung, Untersuchung. Ulmer, Stuttgart, 208 S.
- Buchanan R. E., Gibbons N. E.* (Eds.) 1974. *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*. 8th Ed. Williams and Wilkins, Baltimore. 1246 p. Содержание немикологическое, но включает сведения о растущих в виде мицелия *Streptomycetaceae* и *Actinomycetaceae*, ряд представителей которых вызывает «псевдомикозы».
- Buchner P.* 1965. *Endosymbiosis of Animals with Plant Microorganisms*. Wiley, New York, 909 S. (1953: *Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Microorganismen*. Birkhäuser, Basel, 771 S.)
- Buller A. H. T.* *Researches on fungi*. 1909: Vol I 287 p.; 1922: Vol. II 491 p.; 1924: Vol. III 611 p.; 1931: Vol. IV 329 p.; 1933: Vol. V 416 p.; 1935: Vol. VI, 513 p. Longman Green, London. 1950: Vol. VII, University of Toronto Press, Toronto, 458 p. Прекрасные исследования различных аспектов жизнедеятельности грибов.
- Bu'Lock J. D.*, переработка и перевод *H. Grisebach* и *Barz* 1970. *Biosynthese von Naturstoffen*. BLV, München, Basel, Wien; 162 S. (Bu'Lock J. D. 1965: *The Biosynthesis of Natural Products. An Introduction to Secondary Metabolism*. McGraw-Hill, New York, 149 p.)
- Burnett J.* 1976. *Fundamentals of Mycology*. 2nd Ed. Arnold, London. 673 p. Основопологающая сводка о биологии, развитии и структуре грибов.
- Burnett J. H., Trinci A. P. J.* (Eds.) 1979. *Fungal Walls and Hyphal Growth*. Cambridge University Press, 400 p.
- Ciegler A., Kadis S., Ajl S. J.* 1971. *Microbial Toxins*. Vol. VI. Academic Press, New York and London, 563 p.
- Ciferri R., Raedalli P.* 1958. *Bibliographia Mycopathologica 1800—1940*. Sansoni, Firenze; Vol. I: 408 p., Vol. II: 399 p.
- Gole G. T., Kendrick B.* (Eds.) 1981. *Biology of Conidial Fungi*. Academic Press, New York; Vol. I. 486 p., Vol. II: 660 p.
- Cole G. T., Samson R. A.* 1979. *Patterns of Development in Conidial Fungi*. Pitman, London, San Francisco, Melbourne, 190 p. Очень хорошо иллюстрированное описание типов развития конидий (включая учебные фильмы Cole G. T. 1978. № X 1302, X 1303, X 1304 в Институте научной кинематографии, Геттинген).
- Conant N. F., Smith D. T., Baker R. D., Callaway J. L., Martin D. S.* 1962 (перепечатка 1971). *Manual of Clinical Mycology*. 3rd Ed. Saunders, Philadelphia, London, Toronto, 765 p.
- Cooke R.* 1977. *The Biology of Symbiotic Fungi*. Wiley + Sons, London, 282 p.
- Deacon J. W.* 1979. *Introduction to Modern Mycology*. (Basic Microbiology, Vol. 7). Blackwell, Oxford etc., 208 p.
- Distribution Maps of Plant Pathogens*. Commonwealth Mycological Institute, Kew, England. Географическое распространение фитопатогенных грибов (с нерегулярно выходящими в свет дополнениями).
- Emmons C. W., Binford C. H., Utz J. P., Know.Ghung K. J.* 1977. *Medical Mycology*. 3rd Ed. Lea + Febiger, Philadelphia, 592 p.
- Esser K., Kuenen R.* 1965. *Genetik der Pilze*. Springer, Berlin — Heidelberg, 497 S.
- Fincham J. R. S., Day P. R., Padford A.* 1979. *Fungal Genetics* (Botanical Monographs, Vol. 4). Blackwell, Oxford etc., 636 p.
- Flammer R.* 1980. *Differentialdiagnose der Pilzvergiftungen*. Fischer, Stuttgart, 92 S.
- Frey W., Hurka H., Oberwinkler F.* 1977. *Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen*. Fischer, Stuttgart — New York, 233 S.
- Fuller M. S.* 1976. *Mitosis in Fungi*. *Internat. Rev. Cytol.* **45**, 113—153.
- Gareth Jones E. B.* 1976. *Recent Advances in Aquatic Mycology*. Elek Science, London, 749 p.
- Gäumann E.* 1951. *Pflanzliche Infektionslehre*. 2. Aufl. Birkhäuser, Basel, 681 S.
- Gedek B.* 1980. *Kompendium der medizinischen Mycologie*, Parey, Berlin u. Hamburg,

- 395 S. Содержит подробную информацию о микотоксикозах, включая их ветеринарные аспекты.
- Gray W. D. 1970. The use of fungi as food and in food processing. Chemical Rubber Co. Press, Cleveland, 113 p.
- Griffin D. M. Ecology of soil fungi. Chapman and Hall, London, 193 p.
- Hale M. E. 1974. The biology of Lichens (2. ed). Arnold, London, 181 p.
- Harley J. L. 1971. Fungi in ecosystems. J. appl. Ecol. 8, 627—642.
- Heath I. B. (Ed.) 1978. Nuclear Division in the Fungi. Academic Press, New York, 235 p.
- Heath I. B. 1980. Variant Mitoses in Lower Eukaryotes: Indicators of the Evolution of Mitosis? Internat. Rev. Cytol., 64, 1—80.
- Henke H. 1972. Untersuchungen an Tryptophan-Biosynthese Enzymen aus *Coprinus* und anderen Basidiomyceten. Diss. ETH-Zürich, Juris. Verl. Zürich, 41 S.
- Herbarium I. M. I. Handbook (1960). Commonwealth Mycological Institute, Kew, England, 103 p.
- Hütter R., DeMoss J. A. 1967. Organization of the Tryptophan pathway: a phylogenetic study of the fungi. J. of Bacteriol. 94, 1890—1907.
- Ingold C. T. 1971. Fungal Spores. Their liberation and dispersal. Clarendon Press, Oxford, 302 p.
- Kadis S., Ciegler A., Ajl S. J. Microbial Toxins. Academic Press, New York + London. 1971. Vol. VII; 401 p. 1972. Vol. VIII, 400 p.
- Kandler O. 1981. Archaeobakterien und Phylogenie der Organismen. Naturwissenschaften 68, 192.
- Karlson P. 1977. Kurzes Lehrbuch der Biochemie. 10. Aufl. Thieme, Stuttgart, 418 S.
- Kendrick B. (Ed.) 1971. Taxonomy of Fungi imperfecti. Univ. Toronto Press, Toronto, 306 p.
- Kendrick B. (Ed.) 1979. The Whole Fungus. The Sexual-Asexual Synthesis. National Museum of Natural Sciences, National Museums of Canada and Kananskis Foundation, Ottawa. 793 p. in 2 Bänden.
- Kieslich K. 1976. Microbial Transformations of Non-Steroid Cyclic Compounds, Thieme, Stuttgart, 1262 p.
- Korzybski T., Kowszyk-Gindifer Z., Kurylowicz W. 1978. Antibiotics. Origin, Nature, and Properties. Amer. Soc. Microbiol., Washington DC, 2270 S. in 3 Bänden.
- Lindau G., Sydow P. 1908—1917. Thesaurus litteraturae mycologicae et lichenologicae. Boertraeger, Leipzig, Band 1 (1908) 903 S.; 2 (1909) 808 S.; 3 (1913) 766 S.; 4 (1915) 609 S.; 5 (1917) 526 S. Supplement, zusammengestellt von R. Ciferri. Cortina, Pavia, 1957—1960, 3100 S. (Подбор всей микологической литературы: в «Thesaurus» до 1910 г. и в «Supplementum» за 1911—1930 гг.); с тех пор им соответствуют только «Biological abstracts» или (с 1967 г.) Abstracts in Mycology.
- Madelin M. F. (ed.) 1966. The fungus spore. Proc. 18. Symp. Colston Res. Soc. Bristol. Butterworths, London, 338 p.
- Margulis L. 1976. The theme (mitotic cell division) and the variations (Protists): Implications for higher taxa. Taxon 25, 391—403.
- Martin G. W. 1951. The numbers of Fungi. Iowa Acad. Sci. 58, 175—178.
- Meyrath J., Bu'Lock J. D. Biotechnology and Fungal Differentiation (FEMS Symposium No. 4). Academic Press, London, New York, San Francisco, 229 p.
- Moreau C. 1974. Moisissures toxiques dans l'alimentation. Masson, Paris (2 ed.) 471 p.
- Moreau C. 1978. Larousse des champignons. Librairie Larousse, 328 p. (Многочисленные сведения о морфологии и биологии грибов, их значении в природе и жизни человека).
- Müller-Kögler E. 1965. Pilzkrankheiten bei Insekten. Anwendung zur biologischen Schädlingsbekämpfung und Grundlage der Insektenmykologie. Parey, Berlin, 444 S.
- Nultsch W. 1982. Allgemeine Botanik. Kurzes Lehrbuch für Mediziner und Naturwissenschaftler. 7. Aufl. Thieme. Stuttgart, 528 S.
- Petersen R. H. (ed.) 1971. Evolution in higher Basidiomycetes. Univ. of Tennessee Press, 562 p.

- Pirozynski K. A.* 1976. Fossil Fungi. Ann. Rev. Phytopathol. 14, 237—246. Обзор с цитатами из более ранней литературы.
- Ragan M. A., Chapman D. J.* 1978. A Biochemical Phylogeny of the Protists. Academic Press, New York, 317 p.
- Rehm H.-J.* 1980. Industrielle Mikrobiologie. 2. Aufl. Springer, Berlin—Heidelberg—New York, 718 S.
- Richter G.* 1982. Einführung in die Pflanzenphysiologie. 4. Aufl. Teil I. Stoffwechsel. Thieme, Stuttgart, 604 S.
- Ross I. K.* 1979. Biology of fungi. McGraw-Hill, New York, 499 p.
- Schlegel H. G.* 1981. Allgemeine Mikrobiologie. 5. Aufl. Thieme, Stuttgart, 559 S.
- Seeliger H. P. R., Heymer T.* 1981. Diagnostik pathogener Pilze des Menschen und seiner Umwelt. Lehrbuch und Atlas. Thieme, Stuttgart + New York, 326 S.
- Skinner F. A., Passmore S., Davenport R. R.* 1980. Biology and activities of yeasts. Academic Press, New York, London usw., 310 p.
- Smith G.* 1971. An Introduction to Industrial Mycology, six ed., E. Arnold London, 390 p.
- Smith J. E., Berry D. R.* (Eds.) The Filamentous Fungi. 1975. Vol. 1, Industrial Mycology, 340 p., 1976. Vol. 2, Biosynthesis and Metabolism, 520 p., 1978. Vol. 3, Developmental Mycology, 464 p.
- Smith J. E., Berry D. R., Kristiansen B.* 1980. Fungal Biotechnology. Academic Press, London usw.; 308 p.
- Stevens R. D.* (Ed.) 1974. Mycology Guidebook. University of Washington Press, Seattle + London, 703 p.
- Steyn P. S.* (Ed.) 1980. The Biosynthesis of Mycotoxins. A study in Secondary Metabolism. Academic Press, New York usw.; 432 p.
- Sussman A. S., Halvorson H. O.* 1966. Spores, their dormancy and germination. Harper and Row, New York, 354 p.
- Turian G.* 1969. Differentiation fongique. Masson, Paris, 144 p.
- Turian G.* 1977. Fungal Diferentiation. In: Meyrath u. Bu'Lock (см. выше).
- Turner W. B.* 1971. Fungal Metabolites. Academic Press, London, New York, 446 p.
- Vedder P. J. C.* 1978. Modern mushroom growing. Educaboek, Culemborg NL, 420 p.
- Whittacker R. H.* 1969. New concepts of kingdoms of organisms. Science 163, 150—160.
- Woese C. R., Fox G. E.* 1977. Proc. Nat. Acad. Sci. 74, 5088 (ср. Kandler 1981).

Микологическая систематика

- Ainsworth G. C./Sparrow F. K., Sussman A. S.* 1973. The Funfi. Vol. IV A. A taxonomic review with keys: Ascomycetes and Fungi imperfecti. Vol. IV B. Basidiomycetes and Lower Fungi. Academic Press, New York, London.
- Alexopoulos C. J.* (перевод М. Л. Farr) 1966. Einführung in die Mycologie. Fischer, Stuttgart, 495 S.
- Von Arx J. A.* Pilzkunde. 3. Aufl. J. Cramer, Vaduz, 1976, 375 S. (Описание крупных групп грибов).
- Von Arx J. A.* 1970. A revision of the fungi classified as *Gloeosporium*. Cramer, Lehre, 203 p.
- Von Arx J. A.* 1981. The genera of fungi sporulating in pure culture. J. Cramer, Vaduz.
- Von Arx J. A., Müller E.* 1954. Die Gattungen der amerosporen Pyrenomyceten. Beitr. Kryptogamenfl. Schweiz 11 (1), 1—434.
- Von Arx J. A., Müller E.* 1975. A re-evaluation of the bitunicate ascomycetes with keys to families and genera. Studies in Mycal. 9, 1—159.
- Barnett H. L.* 1960. Illustrated Genera of Imperfect Fungi. Burgess, Minneapolis, 225 p.
- Barnett J. A., Payne R. W., Yarrow D.* 1979. A guide for identifying and classifying yeasts. University Press, Cambridge, England (315 p).
- Barron G. L.* 1968. The genera of hyphomycetes from soil. Williams and Wilkins, Baltimore, 364 p.
- De Bary A.* 1884. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Engelmann, Leip-

- zig, 558 S. Первая научная сводка на современном уровне обо всех известных грибах.
- Benjamin R. K.* 1967. The Merosporangiferous Mucorales. Cramer, Lehre, 167 p.
- Benny G. L., Kimbrough J. W.* 1980. A synopsis of orders and families of Plectomycetes with keys to genera. *Mycotaxon* 12, 1—91.
- Blumer S.*, 1963. Rost- und Brandpilze auf Kulturpflanzen. Fischer, Jena, 379 S.
- Blumer S.* 1967. Echte Mehltaupilze (Erysiphaceae). Fischer, Jena, 436 S.
- Bonner J. T.* 1967. The Cellular Slime Molds. 2 Ed. Princeton Univ. Press, Princeton (New Jersey), 205 p.
- Brefeld O.* 1872—1908. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mycologie. Felix, Leipzig. 14 Bände.
- Carmichael J. W., Kendrick W. B., Sigler L.* 1980. Genera of Hyphomycetes. The University of Alberta Press, 386 p.
- Cooke W. B.* 1963. A laboratory guide to the fungi in polluted waters, sewage, and sewage treatment systems. U. S. Dept. Health, Education and Welfare, Cincinnati 26, 132 p.
- Cooney D. G., Emerson R.* 1964. Thermophilic Fungi. Freeman, San Francisco, 188 p.
- Corner E. J. H.* 1966. A Monograph of Cantharelloid Fungi. Oxford Univ. Press, London, 255 p.
- Cummins G. B.* 1959. Illustrated Genera of Rust Fungi. Burgess, Minneapolis, 131 p.
- Dennis R. W. G.* 1970. Fungus Flora of Venezuela and adjacent countries. *Kew Bull.* add. ser. III, 531 p.
- Dennis R. W. G.* 1978. British Ascomycetes. 2. Aufl. Cramer, Lehre, 455 p.
- Domsch K. H., Gams W.* 1970. Pilze aus Agrargböden. Fischer, Stuttgart, 222 S.
- Donk M. A.* 1966. Check List of European Hymenomycetous Heterobasidiae. *Persoonia* 4, 145—335.
- Eckblad F. E.* 1968. The Genera of The Operculate Discomycetes. *Nytt Magasin for Botanikk* 15, 1—191.
- Ellis M. B.* 1971. Dematiaceous Hyphomycetes. *Commonw. Mycol. Inst., Kew.* 608 p.
- Ellis M. B.* 1976. More Dematiaceous Hyphomycetes. *Commonw. Mycol. Inst., Kew.* 507 p.
- Esser K.* 1976. Kryptogamen: Blaualgen, Algen, Pilze, Flechten. *Praktikum und Lehrbuch*, Springer, Berlin, 572 S.
- Fries E. M.* 1821—1832. *Systema Mycologicum*. Vol. 1 (1821), 2¹ (1822), 2² (1823), 3¹ (1829), 3² (1832). *Elenchus Fungorum* 1 (1828). Указатель для *Systema Mycologicum* и *Elenchus Fungorum* (1832). Эта работа служила точкой отсчета для номенклатуры грибов, за исключением: Мухомycetes (Linné: *Species Plantarum*, 1-е изд., 1.5.1753), Uredinales, Ustilaginalis и «Gasteromycetes» (Gastrales s. 1.; Persoon, *Synopsis Methodica Fungorum*, 31.12.1801). Первый том работы Фриза считается вышедшим в свет 1.1.1821; все использованные в ней названия имеют приоритет перед прочими, опубликованными между 1821 и 1832 гг., а также до 1821 г.
- Gäumann E.* 1959. Die Rostpilze Mitteleuropas. *Beitr. Kryptogamenfl. Schweiz*, 12, 1407.
- Gäumann E.* 1964. Die Pilze. 2. Aufl. Birkhäuser, Basel, 541 S.
- Gray W. D., Alexopoulos C. J.* 1968. Biology of the Myxomycetes, Roland Press, New York, 288 p.
- Guba A. F.* 1961. Monograph of Monochaetia and Pestalotia. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass, 342 p.
- Hawker L. E.* 1966. Fungi, an Introduction. Hutchinson, London, 216 p.
- Henssen A., Jahns H. M.* 1974. Lichenes, G. Thieme, Stuttgart, 467 S.
- Horak E.* 1968. Synopsis Generum Agaricalium (Die Gattungstypen der Agaricales). *Beitr. Kryptogamenfl. Schweiz*, 13, 1—744.
- Karling J. S.* 1942. Plasmodiophorales. изд. автора, New York, 144 p.
- Karling J. S.* 1964. Synchronium. Academic Press, New York, 470 p.
- Konrad P., Maublano A.* 1924—1937. Icones selectae Fungorum. Band 1—6. Lechevalier, Paris.

- Kreisel H.* 1961. Die phytopathogenen Grosspilze (Basidiomycetes mit Ausschluss der Rost- und Brandpilze). Fischer, Jena, 284 S.
- Kreisel H.* 1969. Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. J. Cramer, Lehre, 245 S.
- Larpen J. P.* 1970. De la cellula à l'organisme (Acrasiales, Myxomycètes, Muxobactéria-les). Masson and Co., Paris, 132 p.
- Leedale G. F.* 1974. How many are the kingdoms of organisms? *Taxon* 23, 261—270.
- Lister G., Lister A.* 1925. A Monograph of the Mycetozoa 3. Aufl. British Museum London, 296 p. (перепечатка 1965, Johnson Reprint, New York).
- Lodder J., Kreger-van Rij N. J. W.* 1952. The Yeasts. A Taxonomic Study. North-Holl. Publ., Amsterdam, 713 p.
- Lodder J.* 1970. The Yeasts, a taxonomical study. 2 ed. North-Holland Publishing Corp. Amsterdam, London, 1385 p. Обработка разными авторами всех вопросов, связанных с таксономией дрожжей.
- Lundquist N.* 1972. Nordic Sondariaceae. *lat. Symb. Bot. Uppsaliensis* 20 (1), 1—374.
- Luttrell E. S.* 1951. Taxonomy of the Pyrenomycetes. Univ. of Missouri, Columbia, 120 p.
- Manier J. F.* 1950. Recherches sur les Trichomycètes. *Ann. Sci. Nat. Bot. Sér.* 11, 11, 53—162.
- Martin G. W.* 1961. Key to the Families of Fungi. In: Ainsworth 1961. p. 497—517 (см. выше «Общая микология»).
- Martin G. W., Alexopoulos C. J.* 1969. The Myxomycetes. Univ. of Iowa Press, Iowa City, 560 p.
- Moser M.* 1967. Basidiomyceten II: Die Röhrlinge und Blätterpilze (Agaricales) in «Kleine Kryptogamenflora» 2b (2).
- Müller E.* «Taxonomy» in *Fortschritte der Botanik* 32, 239—255 (1970), 34, 343—360 (1972), 36, 247—262 (1974), 38, 264—279 (1976), 40, 339—357 (1978), 42, 270—287 (1980).
- Müller E., von Arx J. A.* 1962. Die Gattungen der didymosporen Pyrenomyceten. *Beitr. Kryptogamenfl. Schweiz* 11 (2), 1—922.
- Mycological Studies honoring John N. Couch*, 1968. The University of North Carolina Press, 280 p. Работы разных авторов, в основном по низшим грибам.
- Nannfeldt J. A.* 1932. Studien über die Morphologie und die Systematik der nicht-lichenisierten, inoperculaten Discomyceten. *Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsala*, ser. IV. 8, 1—368.
- Olive L. S.* 1975. The Mycetozoans. Academic Press, New York, 293 p.
- Oudemans C. A. J. A.* 1919—1924. *Enumeratio Systematica Fungorum*. Nijhoff, Den Haag. Vol. 1 (1919) 1230 S.; 2 (1920) S.; 3 (1921) 1313 S.; 4 (1923) 1231 S.; 5 (1924) 998 S. Перечень грибов, встречающихся на различных субстратах, особенно растениях, в Европе.
- Petrak F.* Verzeichnis der neuen Arten, Varietäten, Formen, Namen und wichtigste Synonyme unter «Pilze», aus Justs «Botanischer Jahresbericht». Borntraeger, Leipzig. 1 in Band 48, 2. Abt. 1920, 184—256; 2 in Band 49, 2. Abt. 1921, 267—336; 3 in Band 56, 2. Abt. 1928. (издание 1936), 291—697; перепечатка как: *Index of Fungi* 1922—1928, Commonwealth Mycological Institute, Kew, England, 1953; 4 in Band 57, 2. Abt. 1929. (издание 1938), 592—631; перепечатка как: *Index of Fungi* 1929, С. М. I. 1952; 5 in Band 58, 1. Abt. 1930 (издание 1938), 447—570; перепечатка как: *Index of Fungi* 1930, С. М. I. 1952; 6 in Band 60. I. Abt. 1931 (издание 1939), 449—514; перепечатка как: *Index of Fungi* 1931, С. М. I. 1953; 7 in Band 63, 2. Abt. 1935 (издание 1944), 805—1056; 8 *Index of Fungi* 1936—1939, Commonwealth Mycological Institute, Kew, England, 1950, 1—117. Перечень всех названий грибов, обнародованных между 1920 и 1939 гг., включая Saccardo, *Sylloge Fungorum* (см. ниже). Как продолжение издается «*Index of Fungi*» (см. среди журналов). С. М. I. 1969. Supplement to Petrak's lists 1920—1939, 236 S.
- Pitt J. I.* 1970. The genus *Penicillium* and its teleomorphic states *Eupenicillium* and *Talaromyces*. Academic Press, New York, 634 p.

- Rabenhorst L.* Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, Erster Band: Pilze. 2. Aufl. (Hrsg.: G. Winter). Kummer, Leipzig.
- Winter G.* 1884; Schizomyceten. Saccharomyceten und Basidiomyceten (I. Abt.), 924 S. + Reg. (63 S).
- Winter G.* 1887. Ascomyceten: Gymnoasceen und Pyrenomyceten (II. Abt.), 928 S. + Reg. (48 S).
- Rehm H.* 1896. Ascomyceten: Hysteriaceen und Discomyceten. (III. Abt.) 1275 S. + Reg. (57 S.).
- Fischer A.* 1892. Phycomycetes (IV. Abt.), 505 S.
- Fischer E.* 1897. Ascomyceten: Tuberaceen und Hemiasceen (V. Abt.), 131 S.
- Allescher A.* 1901. Fungi imperfecti: hyalin-sporige Spherioideen (VI. Abt.), 1016 S.
- Allescher A.* 1903. Fungi imperfecti: gefärbt-sporige Sphaerioideen usw. (VII. Abt.), 1072 S.
- Lindau G.* 1907. Fungi imperfecti: Hyphomycetes (1. Hälfte) (VIII. Abt.), 851 S.
- Lindau G.* 1910. Fungi imperfecti: Hyphomycetes (2. Hälfte) (IX. Abt.), 983 S.
- Schinz H.* 1920. Myxogasteres (Myxomycetes, Mycetozoa) (X. Abt.), 472 S.
- Raper K. B., Fennell D. I.* 1965. The Genus *Aspergillus*. Williams and Wilkins, Baltimore, 686 p.
- Raper K. B., Thom C., Fennell D. I.* 1949. A Manual of the Penicillia. Williams and Wilkins, Baltimore, 875 p.
- Reid D. A.* 1965. A Monograph of the Stipitate Steroid Fungi. Beih. Nova Hedw. 18, 1—382.
- Reijnders A. F. M.* 1963. Les Problèmes du développement des carpophores des Agaricales et de quelques groupes voisins. Junk, Den Haag. 412 p.
- Reynolds D. R.* (ed.) 1981. Ascomycete systematics, The Luttrellian concept. Springer, New York, 242 p.
- Rifai M. A.* 1968. The Australasian Pezizales in the herbarium of the R. Bot. Gardens. Kew. Verh. Koninkl. Nederl. Akad. Weternsch. afd. Natuurk. (Tweede Reeks), 57 (3), 1—295.
- Romagnesi H.* 1967. Les Russules d'Europe. Bordas, Paris. 1000 p.
- Rose A. H., Harrison J. S.* 1969—1970. The Yeasts. Vol. 1: Biology of Yeasts; 508 p. 2: The physiology and biochemistry of Yeasts. 3: Yeasts Technology. Academic Press, London, New York.
- Saccardo P. A.* 1882—1931. Sylloge Fungorum omnium hucusque cognitorum. Pavia. Vol. 1 (1882); 766 S. (Pyrenomycetae); 2 (1883); 813 S. (Pyrenomycetae); 3 (1884); 860 S. (Sphaeropsidae и Melanconieae); 4 (1886); 807 S. (Hyphomycetae); 5 (1887); 406 S. (Agaricineae); 6 (1888); 928 S. (Agaricineae); 7 (1888); 882 S. (прочие Basidiomycetes); 8 (1889); 1143 S. (прочие Ascomyceten); 9 (1891); 1141 S. (Suppl.); 12 (1897); 1053 S. (Index); 13 (1898); 1340 S. (грибы расположены по названиям хозяев); 14 (1899); 1316 S. (Suppl.); 15 (1901); 455 S. (синонимы); 16 (1902); 1291 S. (Suppl.); 17 (1905); 991 S. (Suppl.); 18 (1906); 838 S. (Suppl.); 19 (1910); 1158 S. (список иллюстраций); 20 (1911); 1310 S. (список иллюстраций); 21 (1925); 1026 S. (Suppl.); 24 (1928); 1438 S. (Suppl.); 25 (1931); 1093 S. (Suppl.).
- Seymour A. B.* 1929. Host Index of the Fungi of North America. Harvard Univ. Press, 732 p.
- Sherwood M. A.* 1977. The Ostropalean fungi. Mycotaxon 5, 1—277.
- Singer R.* 1974. The Agaricales in modern taxonomy, J. Cramer, Vaduz, 912 p.
- Sourcebook of laboratory exercises in plant pathology, 1967. Freeman and Co., San Francisco, London, 387 p.
- Sparrow F.* 1960. Aquatic Phycomycetes. The Univ. of Mich. Press. Ann. Arbor, 1187 p.
- Stafleu F. A., Bonner C. E. B., McVaugh R., Meikle R. D., Collins R. C., Ross R., Schopf J. M., Schulze G. M., de Vilmorin R., Voss E. G.* 1972. International Code of Botanical Nomenclature, adopted by The Eleventh International Botanical Congress, Seattle, August 1969, Utrecht, 426 p.
- Stevenson G. B.* 1970. The Biology of Fungi, Bacteria and Viruses. 2 Ed. Edward Arnold. Maidenhead, GB.

- Sutton B. C.* 1980. The Coelomycetes. Commonw. Mycol. Inst., Kew. 696 p.
- Toussoun T. A., Nelson P. E.* 1968. A pictorial guide to the identification of *Fusarium* species. The Pennsylvania State Univ. Press, University Park and London, 50 p.
- Tubaki K.* 1981. Hyphomycetes — their perfect-imperfect connexions — J. Cramer, Vaduz, 181 p.
- Viégas A. P.* 1961. Indice de Fungos da America do Sul. Campinas (Brasilien) 921 p.
- Webster J.* 1980. Introduction to Fungi. 2. ed. Cambridge Univ. Press, 669 p.
- Wilson M., Henderson D. M.* 1966. British Rust Fungi. Cambridge Univ. Press, London, 384 p.
- Wollenweber H. W., Reinking O. A.* 1935. Die Fusarien. Parey, Berlin, 355 S.
- Zycha H.* 1935. Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, Pilze II, Mucorineen. Borntraeger, Leipzig, 264 S. (Перепечатка 1963: Cramer, Weinheim).
- Zycha H., Siepmann R., Linnemann G.* 1969. Mucorales, Cramer, Lehre, 355 S.

Микологические журналы

Кроме упомянутых здесь ныне существующих журналов с исключительно или преимущественно микологическим содержанием, работы о грибах могут включать специальные журналы по ботанике и микробиологии. Если ничего не оговорено особо, в перечисленных изданиях помещаются статьи по всем аспектам микологии, прежде всего по систематике, экологии, биологии и цитологии грибов, а также по прикладной микологии.

Abstracts of Mycology

Информационная служба по биологическим наукам Biological Abstracts

Краткие резюме оригинальных микологических работ с хорошо разработанным регистром (ключевые слова). Язык английский; 1981: т. 15 (ежемесячно)

Acta Mycologica

Польское ботаническое общество, Варшава (Польша). Язык польский; 1981: т. 17

Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz Flück, CH 9053 Teufen (Швейцария)

Достаточно крупные монографии. Языки немецкий, французский, итальянский; 1977: т. 15 (выходит нерегулярно)

Bibliography of Systematic Mycology

Микологический институт Содружества, Кью (Великобритания)

Цитирование оригинальных публикаций по группам грибов и авторам. Язык английский (дважды в год)

Boletin de la Socied. Mexicana de Micología, Мехико-Сити (Мексика)

Язык преимущественно испанский; 1981: т. 15

Bulletin of the British Mycological Society

Британское микологическое общество, Кембридж (Великобритания)

Сообщения, касающиеся Британского микологического общества, известия об экскурсиях, ключи для определения. Язык английский; 1981: т. 14 (дважды в год)

Bulletin trimestriel de la Société Mycologique de France pour le progrès et la diffusion des connaissances relatives aux champignons

Париж-5 (Франция)

Язык французский; 1981: т. 96 (четырежды в год)

Česká Mycologia

Чехословацкое микологическое общество (Прага, Чехия)

Язык чешский (немецкий, латинский) с резюме на других языках; 1981: т. 25 (ежемесячно)

- Cryptogamie (ранее — Revue de Mycologie), Mycologie
Лаборатория криптогамии, Музей естественной истории, 12 rue de Buffon, F-75005 Paris (Франция)
Языки французский, английский и др.; 1981: т. 2
- Descriptions of Pathogenic Fungi and Bacteria
Микологический институт Содружества, Кью (Великобритания)
Описания патогенных организмов разных групп с иллюстрациями.
Язык английский; 1981: т. 20 (четырежды в год)
- Experimental Mycology
Academic Press, New York (США), с 1977 г.
Язык английский; 1981: т. 5 (четырежды в год)
- Friesia
Скандинавский микологический журнал, Копенгаген (Дания)
Языки скандинавские, английский, немецкий; 1975—1978: т. 11 (больше не выходит)
- Index of fungi
Микологический институт Содружества, Кью (Великобритания)
Перечень всех описываемых новых таксонов грибов со ссылками на литературу; 1981—1990: т. 5 (дважды в год)
- The Japanese Journal of Medical Mycology
Токио (Япония)
1981: т. 22 (четырежды в год)
- Indian Journal of Mycology and Plant Pathology
Удайпур (Индия)
Язык английский; 1981: том 11 (дважды в год)
- Karstenia
Журнал по микологии и грибному хозяйству. Финское Микологическое общество, Unioninkatu 55, Helsinki (Финляндия).
Языки английский, немецкий, финский; 1981: вып. 21
- Kavaka
Индийское микологическое общество, Мадрас (Индия), 1981: т. 8
- Mycologia
Американское микологическое общество, Нью-Йоркский ботанический сад, Нью-Йорк (США)
Язык английский; 1981: т. 73 (шесть раз в год)
- Mycological Papers
Микологический институт Содружества, Кью (Великобритания)
Монографии разного объема по отдельным группам грибов (чаще всего монографические обработки родов)
Язык английский; от трех до шести выпусков в год
- Mycopathologia et Mycologia applicata
Junk, Гаага (Нидерланды)
Преимущественно работы по организмам, важным с медицинской точки зрения. Язык английский, немецкий, французский, испанский, португальский; 1981: т. 73—75
- Supplementum: Iconographia Mycologica
Собрание иллюстраций, прежде всего низших грибов, аскомицетов и дейтеромицетов. Язык английский (выходит нерегулярно — от одного до трех выпусков в год)

Mycotaxon

Итака, шт. Нью-Йорк (США), Р. О. Вох 264

Языки английский, французский; 1981: т. 12, 13 (четырежды в год)

Mykosen

Журнал, посвященный исследованию грибных заболеваний животных и человека и борьбе с ними. Орган немецкоязычного микологического общества. Гросе, Берлин. Язык преимущественно немецкий; 1981: т. 25 (ежемесячно)

Nagaoka

Микологический журнал Института Нагао (Япония)

Языки японский, английский; выходит нерегулярно

Nova Hedwigia

Журнал, посвященный изучению споровых растений. Крамер, Брауншвайг (Германия)

Языки немецкий, английский и др.; 1981: т. 33

Beihefte zur Nova Hedwigia

Оригинальные работы более крупного, чем в предыдущем журнале, объема, издаваемые как отдельные выпуски (выходят нерегулярно)

Persoonia

Микологический журнал; Лейден (Нидерланды)

Языки английский, немецкий и др.; 1981: т. 11

Reports of the Tottori Mycological Institute

Тоттори (Япония)

Оригинальные работы на японском и английском языках; 1980: т. 18

Review of Plant Pathology (ранее — Review of Applied Mycology)

Микологический институт Содружества, Кью (Великобритания)

Библиография и резюме работ по прикладной микологии, прежде всего — фитопатологии. Язык английский; 1981: т. 60 (ежемесячно)

Review of Medical and Veterinary Mycology

Микологический институт Содружества, Кью (Великобритания)

Библиография и резюме работ по медицинской микологии

Язык английский; 1981: т. 19 (четырежды в год)

Sabouraudia

Международное общество медицинской и ветеринарной микологии. Эдинбург, Лондон (Великобритания)

Оригинальные работы по медицинской микологии. Язык английский, немецкий, французский и др.; 1981: т. 19

Schweizerische Zeitschrift für Pilzkunde

Союз швейцарских микологических обществ; Бентели, Берн (Швейцария)

Преимущественно работы по макромицетам, часто научно-популярные. Языки немецкий, французский, итальянский; 1981: 59-й годовой комплект (ежемесячно)

Studies in Mycology

Центральное бюро культур плесневых грибов, Барн (Нидерланды)

Публикации завершенных работ по ревизии родов, групп родов и таксонов более высокого ранга в отдельных выпусках; язык английский; 1980: вып. 20.

Sydowia

Annales Mycologici II. Бергер, Хорн (Австрия)

Языки немецкий, французский, английский и др. 1981: т. 34 (ежегодно)

Beihefte zur Sydowia

Работы более крупного, чем в предыдущем журнале, объема (выходят нерегулярно)

Transactions of the British Mycological Society.

Cambridge University Press (Великобритания) (сейчас этот журнал называется "Mycological Research".— *Прим. пер.*)

Язык английский; 1981: т. 76, 77 (шесть выпусков ежегодно = 2 т.)

Transactions of the Mycological Society of Japan National Science Museum

Уэно-Парк, Токио (Япония)

Языки японский и английский; 1981: т. 22 (четырежды в год)

Westfälische Pilzbrieft

Микологическая рабочая группа в Вестфалии (Германия)

Преимущественно работы по макромицетам, часто научно-популярные. Язык немецкий; 1981: т. 11

Zeitschrift für Mykologie (ранее — Zeitschrift für Pilzkunde).

Немецкое микологическое общество; Клинкхардт, Бад-Хайльбронн (Германия)

Язык немецкий; 1981: т. 47 (ежемесячно)

Приложение. Ядовитые грибы и отравления грибами

Все «подручные» способы распознавания ядовитых грибов (потемнение серебряной ложки, «нечервивость») неверны и потому опасны. Единственное надежное средство предотвратить отравление — **профилактика**, основанная на двух правилах:

Использование только свежих, не начавших портиться грибов!

Сбор только известных грибов (консультация специалиста)!

Хотя эти правила общеизвестны, они часто нарушаются. Каждый год происходят отравления грибами. Можно выделить несколько их типов.

Отравления с основным действием на органы пищеварения. Испорченные (червивые, гнилые, несвежие) грибы, употребление грибов в излишних количествах или без кулинарной обработки чреваты тяжелыми расстройствами пищеварения. Встречается и индивидуальная непереносимость некоторых видов грибов. К подобным нарушениям может привести употребление:

видов *Russula* (сыроежки, валуй);

видов *Lactarius* (млечники, грузди, белянки, рыжики, волнушка, скрипица);

Tricholoma pardinum (рядовка тигровая);

Rhodophyllus sinuatus (розовопластинник гигантский) и некоторых других грибов.

Помощь. Вызвать рвоту, дать активированный уголь, тонизирующие средства (*ничего спиртного!*). В тяжелых случаях вызвать врача.

Отравления с основным действием на нервную систему. Отравления мускарином ведут к потоотделению, замедлению сердечной деятельности и дыхания, сужению зрачков, в тяжелых случаях — к смерти от сердечной недостаточности или остановки дыхания в результате поражения дыхательного центра. Причина — употребление в пищу

Inocybe patouillardii (волоконница Патуйяра);

Clitocybe rivulosa (говорушка поручейная) и некоторых других грибов.

Помощь. *Обязательно вызвать врача!* Стимулировать рвоту, дать активированный уголь и сердечные средства (при чисто мускариновом отравлении — атропин).

Отравление одновременно мускарином и «грибным атропином» (микоатропином) проявляется в возбуждении, состоянии типа опьянения, конвульсиях, буйстве и, наконец, глубокой потере сознания; наряду

с симптомами отравления мускарином проявляется эффект, сходный с вызываемым атропином: учащение пульса, расширение зрачков. Расстройства такого типа известны в случае употребления в пищу

Amanita muscaria (мухомор красный);

Amanita pantherina (мухомор пантерный) и некоторых других грибов.

Помощь. Только врач.

Отравления с основным действием на протоплазму. Первые симптомы таких отравлений отмечаются, как правило, через 8—12 ч, иногда только через сутки или еще позже. Начинаются рвота, мышечные спазмы, ослабление сердечной деятельности, часто вскоре наступает смерть. Иногда смертью заканчиваются поражения почек и печени (через 3—5 дней). Причины — циклопептиды фаллоидин и аманитин, содержащиеся прежде всего в

Amanita phalloides (бледная поганка, или зеленый мухомор);

Amanita verna (весенний, или белый мухомор).

Сходные поражения иногда вызывает

Gyromita esculenta (строчок). Отравления этим грибом можно избежать путем многократного его кипячения со сливанием каждый раз воды.

Помощь. Спасти может только немедленная врачебная помощь.

Указатель латинских названий¹

Звездочкой (*) отмечены страницы с иллюстрацией к данному объекту.

- Absidia* v. Tiegh. 80, 196
— *corymbifera* Cohn 198
Acacia eburnea (Leguminosae) 128
Achlya Nees 79, 100 *, 105, 155, 175
— *ambisexualis* J. R. Raper 114
— *bisexualis* Coker et Couch 176
— *prolifera* Nees 174 *
Acrasia rosea Olive et Stoianovich 165, 166 *
Acrasium 13 *, 42, 158, 159, 165
Acremonium Lk. (синоним: *Cephalosporium*) 135, 236
Acrodontium de Hoog 68
Actinomycetales 12 *, 14, 147
Actinomycetes 14
Aessosporon v. d. Walt 266
— *salmonicolor* 147
Agaricales 32, 56, 96, 126, 127, 139, 269, 272, 274, 277, 285, 287
Agaricus L. 80, 131
— *bisporus* (Lange) Imbach (культурный шампиньон) 129, 130, 131, 285
Ajellomyces McDonough et Lewis 37, 236
— *dermatitidis* McDonough et Lewis 150
Aleuria aurantia (Fr.) Fckl. 240 *, 241
Allescheria boydii Shear — см. *Petriellidium boydii*
Allomyces Butl. 41, 105, 106, 156, 182
— *arbuscula* Butl. 182, 187, 188 *
Alternaria Nees 105, 140
— *alternata* (Fr.) Keissler 147
Amanita (Pers.) S. F. Gray 80
— *muscaria* (L.) Pers. 126, 269, 284 *, 285, 319
— *pantherina* (DC.) Sacc. 319
— *phalloides* (Vaill.) Secr. 319
— *verna* (Bull.) Pers. 319
Amanitopsis vaginata (Fr.) Roze 269, 284 *
Amblyosporium Fres. 65
— *spongiosum* (Pers.) Hughes 66, 67 *
Amerosporae 199
Amoeba verrucosa (Protozoa) 199
Amoebidiales 62, 155, 193, 194, 203, 205
Amoebidium Cienk. 37
— *parasiticum* Cienk. 204, 205 *
Anisopodium ectocarpi Karling 180 *, 181
Anixiopsis Hans. 236
Aphanomyces D By 175
Aphylophorales 54, 56, 57, 96, 268, 270, 272, 274, 277, 279, 281, 282, 285, 290
Apiotrichum Stantz 306 *
Aplanes 175
— *androgynus* (Archer) Humph. 174 *
Aqualinderella fermentans Emerson et Weston 94
Arachis hypogaea (земляной орех, Leguminosae) 127
Araiospora pulchra Thaxter 179 *
Archaeobacteria — см. Археобактерии
Archimycetes 14, 186
Arctostaphylos uva-ursi (толокнянка, Ericaceae)
Armillaria matsutakae Ito et Imai 128
— *mellea* (Vahl) Kumm. 54 *, 120, 139, 287
Armillariella mellea (Vahl) Karst. — см. *Armillaria mellea* (Vahl) Kumm.
Arthoniales 17
Arthrinium 303
— *cuspidatum* (Cke. et Harkn.) Hoehn. 301 *
— *luzulae* Ell. 301 *
Arthrobotrys Cda. 52, 155
Arthroderma Berk. 148, 236
Ascobolus 41
— *citrinus* Schweizer 218
— *equinus* (Muller) Mass. 218
Ascocorticium anomalum (Ell. et Harkn.) Earle 68 *
Ascomycetes 11, 12 *, 13 *, 22, 24, 28, 32, 33, 34 *, 36, 37, 38 *, 41, 72, 73, 74, 76, 79, 80, 81, 86, 89, 126, 129, 137, 141, 142, 155, 191, 192, 206, 207, 211, 231, 305
— дрожжевидные — см. Endomycetes
Ascomycetidae 212, 216
Ascomycota 7, 11, 12 *, 13 *, 17, 31, 32, 33, 35, 63, 96, 156, 191, 194, 205, 206, 209, 222, 223, 262, 263

¹ Сокращения фамилий авторов при родовых и видовых названиях даны в соответствии с правилами отечественной микологической литературы. — Прим. пер.

- Ascophanus granuliformis* (Crouan) Boud. 240 *
- Ascosphaera* Olive et Spiltoire 237
- Ascosphaerales 207, 224, 232, 237
- Asellariales 32, 193, 194, 202, 204
- Ashbya gossypii* (Ashby et Nowell) Guill. 135
- Aspergillus* Micheli ex Lk. 41, 65, 79, 80, 92, 93, 105, 107, 108 *, 109 *, 111, 134, 137, 140, 146, 147, 148, 236, 301 *
- *flavus* Link 108, 127
- *fumigatus* Fres. 19 *, 147, 148, 153, 300, 301 *
- *glaucus* (серия) 135
- *nidulans* (Eidam) Wint. 79
- *niger* v. Tiegh. 23, 49, 94, 134, 135, 301 *
- *niveo-glaucus* Thom et Raper 300, 301 *
- *oryzae* (Ahlberg) Cohn 132, 133
- *parasiticus* Speare 108
- Asteridiella taxi* (Saw.) Hansf. 238 *
- Asterinaceae 262
- Astraeus hygrometricus* (Pers.) Morg. 288
- Astreptonema alabastrina* Hauptfleisch 33 *
- Atractobasidium corticioides* Martin 273 *, 274
- Attinae 127
- Aulographina pinorum* (Desmazieres) v. Arx et Muller 67 *
- Aureobasidium* Viala et Boyer 37
- Auricularia* Bulliard 118, 130
- *auricula-judae* (Fries) Schroet. 290 *, 291
- Auriculariales 32, 96, 275, 278, 291, 295
- Bacillus thuringiensis* (Eubacteria) 136
- Bacteria* (Eubacteria, Archaeobacteria) — см. Бактерии
- Bahusakala* Subr. 65, 66, 67 *
- Basidiobolus haptosporus* Drechsler 150, 201
- *meristosporus* Drechs. 150
- Basidiomycetes 12 *, 13 *, 15, 22, 72, 73, 132, 263, 266, 277
- Basidiomycota 7, 12 *, 13 *, 17, 31, 32, 33, 35, 36, 41, 63, 76, 80, 81, 96, 99, 139, 140, 142, 147, 156, 191, 194, 206, 262, 263, 306
- Basipetospora* Cole et Kendrick — см. Monascus (телеоморфа)
- Beauveria* Vuilemin 155
- *bassiana* (Balsamo) Vuill. 136
- Biflagellatae — см. Oomycetes
- Blakeslea trispora* Thaxt. 117, 118 *
- Blastocladales 45, 62, 70, 72, 106, 120, 182, 184, 187, 189, 190
- Blastocladiella* Matthews 105
- *emersonii* Cantino et Hyatt 45 *, 62 *
- Blastomyces* Gilchrist et Stokes, nomen illegitimum-Zymonema 14
- Blastomycetes 35
- Blumeria graminis* (DC.) Speer 242, 243 *, 244
- Boletaceae 285, 286
- Boletales 277, 287
- Boletus* Dill. ex Fr. 286
- *edulis* Bull. 287 *
- Botryobasidium medium* J. Eriks. 297, 281 *
- Botrytis* Micheli ex Fr. 80, 137
- *anthophila* Bond.
- *cinerea* Pers. 22, 56 *, 100 *
- Brachybasidiales 278
- Brachy-тип (Uredinales) 292, 295
- Brassica* 156, 258
- Byssochlamys* Westling 115, 236
- *fulva* Olliver et Smith 138
- *nivea* Westling 113 *, 116, 235 *, 236
- Caldariomyces fumago* Woronichin 94
- Caliciales 17, 221, 224, 232, 247, 248, 249
- Calvatia gigantea* (Batsch) Lloyd 288
- Candida* Berkhout, nomen conservandum 81, 111, 135, 137, 147, 154, 306
- *albicans* (Robin) Berkhout 36 *, 66, 80, 81, 86, 94, 150, 153, 155
- *boidinii* Ramirez 80
- *brumptii* Langeron et Guerra 80
- *catenulata* Diddens et Lodder 80
- *diddensii* (Phaff et al.) Fett et Meyer 80
- *lipolytica* (Harrison) Diddens et Lodder 135
- *melinii* Diddens et Lodder 80
- *parapsilosis* (Ashford) Langeron et Talice 80
- *rugosa* (Anderson) Diddens et Lodder 80
- *tenuis* Diddens et Lodder 80
- *tropicalis* (Castellani) Berkhout 80
- *utilis* (Henneberg) Lodder et van Rij 80, 131
- *zeylanoides* (Castellani) Langeron et Guerra 80
- Cantharellales 284
- Cantharellus inconspicuus* Corner 282, 283 *
- *infundibiliformis* Fr. 268, 270 *, 282, 285
- Carodiaceae (сажистые плесени) 259, 260

- Carpinus betulus* (граб; Betulaceae)
Catenularia Grove 65, 69 *
Cenococcum graniforme (Sowerby) Ferdinandsen et Winge 242
Cephaloascus Hanawa 34 *
Cephalosporium — см. *Acremonium*
Cephalotheca savoryi Booth 229, 230 *, 236
Ceratiomyxa Schroter 161
— *fruticulosa* MacBride 163 *
Ceratiomyxales 164
Ceratiomyxella tahitiensis Olive et Stoianovitch 160 *, 161
Ceratocystis fagacearum (Bretz) Hunt 220, 221 *, 224, 237
— *stenoceras* (Robak) C. Moreau 127, 148
— *ulmi* (Buis.) C. Moreau (синоним: *Ophiostoma ulmi*) 237
Cercospora Fres. 303
— *personata* (Berkeley et Curtis) Ell. et Ev. 301, 302 *
Chaenotheca trichialis (Ach.) Th. Fr. 221 *
Chaetomiales 251
Chaetomium Kunze 251
— *elatum* Kunze 117 *
— *globosum* Kunze 140
— *trigonosporum* (Marchal) Chivers 218
— *uniporum* Aue et Müller 227 *, 228 *
Chiococca racemosa (Rubiaceae) 259
Chlorophyta 12, 156, 183
Choanephora cucurbitarum (Berk. et Rav.) Thaxt. 198
Chrysomyxa woroninii Tranz. 128
Chrysosporium Cda. 236
Chytridiales 181, 182, 183, 184, 186, 187, 189, 190
Chytridiomycetes 41, 42, 50, 72, 181, 184, 192
Chytridiomycota 7, 12, 13, 32, 156, 159, 181, 191
Cladosporium Lk. 22, 37, 65, 137, 140, 147
— *herbarum* (Pers.) Lk. 147
— *macrocarpum* Preuss 68 *
Clathrosphaerina zalewskii van Beyerwijk 299 *
Clavaria cristata Fr. 272 *
Clavariadelphus pistillaris (Fr.) Donk 283 *
Claviceps Tul. 80, 110 *, 146
— *paspali* Stevens et Hall 126
— *purpurea* (Fr.) Tul. 126, 256 *, 257
Clavicipitales 222, 223, 253, 256, 257
Clitocybe rivulosa (Pers.) Kumm. 318
Clostridium (Eubacteria) 138
Cochlonema symplocum Drechs. 199 *
Coccidioides Stiles in Rixford et Gilchrist 153
— *immitis* Rixford et Gilchrist 20, 150
Codinaea Maire 65
— *assamica* (Agnihotrudu) Hughes et Kendrick 69 *
Coelomycetes 63, 69, 257
Coemansia aciculiformis Linder 197 *
Colletotrichum gloeosporioides Penz. 303, 304 *
Comoclathris pentamera (Karst.) Harr 218
Conidiobolus Bref. 201
Conocybe tenera (Fr.) Fayod 275 *
Conotrema Tuck. 248
Cookella microscopica Sacc. 260 *
Coprinnaceae 286
Coprinus Pers. 286
— *comatus* (Muller) S. F. Gray 287 *
— *stercorarius* Bull. 56 *
Coptosoma maculatum (Hemiptera) 215
Cordyceps (Fr.) Lk. 155, 257
— *militaris* Lk. 223
— *nutans* Pat. 222 *
Coronophoraceae 250
Cortinariaceae 290
Corynelia tropica (Auers. et Rab.) Starb. 238
Coryneliales 224, 231, 233, 238, 263
Costantinella Matr. 65, 68
— *micheneri* (Berk. et Curt.) Hughes
Cronartiaceae 295
Cronartium ribicola J. C. Fisch. 22, 295, 296 *
Cryptococcus bacillisporus Known-Chung 148
— *neoformans* (Santelice) Vuill. 137, 148
Cudonia confusa Bres. 246
Cunninghamella Matr. 127
Curvularia Boed. 65
— *inaequalis* (Shear) Boed. 68 *
Cyanobacteria (Cyanophyceae, Синезеленые водоросли) 12
Cyathus striatus (Willd.) Pers. 289 *
Cyphomyrmex costatus (Attinae, муравьи) 127
Cyttaria Berkeley 246
Cyttariales 231, 232, 238, 246
Dacrymyces deliquescens (Bull.) Duby 279
— *nigrescens* Lowy 273 *
Dacrymycetales 273, 275, 277, 279
Dactylaria Sacc. 155
Dactylium Nees 130
Daldinia concentrica (Bolt.) Ces. et de N. 219 *, 257

- Debaryomyces* Klocker 80, 133
Delitschia auerswaldii Fckl. 29 *
 Dematiaceae 303
Derris 145
 Deuteromycetes (несовершенные грибы), Deuteromycota 12 *, 13 *, 79, 89, 126, 137, 155, 156, 158, 236
Diachea leucopodia Rost. 163 *
 Diaporthales 53, 222, 223, 233, 255, 254 *, 256
Diaporthe eres Nitschke 222 *, 223, 253, 254 *
Diaporthella aristata (Fr.) Petr. 255 *, 256
Dictydium cancellatum McBride 163 *
 Dictyosporae 299
 Dictyostelidae 158, 160, 161
Dictyostelium discoideum Raper 161 *
Dictyuchus Leitgeb 175
 — *monosporus* Leitgeb 174 *
 Dimargaritales 32, 33, 193, 194, 201
 Dimeriaceae 258
Dipodascopsis uninucleatus (Biggs) Batra et Millner 207 *
Dipodascus geotrichus (Butl. et Petersen) v. Arx — см. *Geotrichum candidum* (анаморфа)
 Discellaceae 305
Dispira cornuta v. Tiegh. 33, 201, 202 *
Dothidea Fr. 19 *, 47 *, 260
 — *insculpta* Wallr.-Plowrightia *insculpta*
 — *puccinioides* (DC.) Fr. 47 *
 — *ribesia* Fr. — см. *Plowrightia ribesia*
 — *sambuci* Fr. 47 *
 Dothideaceae 19, 47 *
 Dothideales 15, 47, 51, 142, 228, 233, 257, 260 *
Drechslera sorokiniana (Sacc.) Subr. et Jain 29 *
Drepanopeziza (Kleb.) v. Hoehn. 305
 Eccrinales 32, 193, 194, 203, 204
 Echinosteliales 164
Echinostelium elachiston Alexopoulos 163 *
Ectocarpus (Phaeophyta) 181
Elaphomyces Nees 242, 267
 — *anthracinus* Vitt. 242
 Elaphomycetales 224, 232, 242
Elasmomyces mattirolanus Cav. 286 *
Elsinoe veneta (Burkh.) Jenkins 262
Emericella Berk. et Br. 236, 301
Emericellopsis v. Beyma 236
Emmonsella Kwon-Chung 37, 236
 — *capsulata* Kwon-Chung 56
 Endogonaceae 17
 Endogonales 194, 197, 200
Endogone Lk. 197, 200
 — *pisiformis* Lk. 197 *
Endomyces Rees
 — *magnusii* Ludwig 207, 208 *, 209
 Endomycetales 135, 137, 206, 207
 Endomycetes (дрожжи) 12 *, 13, 32, 33, 35 *, 60, 61, 73, 76, 80, 81, 192, 193, 206
Endomycopsis Dekker-Saccharomycopsis
Endostigme cinerascens (Fckl.) Jorst.
 — *inaequalis* (Cke.) Syd. 157
 Endo-тип (Uredinales) 292, 295
Endothia parasitica (Murray) Anderson 256
Enterobryus borariae Lichtwardt 204 *
Entoloma lividum Bulliard — см. синоним *Rhodophyllum sinuatum*
Entomophthora Fres.
 — *coronata* (Cost.) Kevorkian 150
 — *fumosa* Speare 200 *
 Entomophthorales 86, 103, 155, 193, 194, 200, 201
Entophlyctis A. Fisch. 33 *
Epichloe typhina (Pers.) Tul. 257
Epidermomyces Loeffler 1983 nom. nov. — см. синоним
Epidermophyton Sabouraud
 — *floccosum* (Harz) Loeffler 148, 152, 303 *
Epilobium (Oenoteraceae) 123
 — *angustifolium* — см. Иван-чай
Eremothecium ashbyi Guillerm. 135
Eriosphaeria aggregata Müller et Munk 55 *
 Erysiphales (грибы настоящей мучнистой росы) 22, 24, 141, 142, 178, 222, 231, 233, 242
Erysiphe graminis DC. — см. *Blumeria graminis* 222
 — *orontii* Cast. 142
 Eu-формы (Uredinales) 292, 295
Eubacteria 12
Euglena 184, 186
 Euglenophyta 184
 Eukaryota — см. Эвкариоты
Eumela chioccae Syd. 258, 259
 Eumycota, Eumycotina 11
Eupenicillium Ludwig 236, 301
 Eurotiaceae 236
 Eurotiales 28, 37, 113, 127, 137, 138, 148, 216, 220, 221, 224, 229, 232, 234, 236, 237, 301, 304
Eurotium Lk. 301
Exidia Fr. 118
 — *glandulosa* (Bull.) Fr. 290
 Exobasidiales 275, 277, 278, 279, 295

Exobasidium vaccinii-uliginosi Boud. 278, 279

— *vexans* Mass. 279

Exophiala Carmichael 37

Filobasidiaceae 264, 306

Filobasidiella Kwon-Chung 291

— *bacillospora* 148

— *neoformans* Kwon-Chung (ср. также *Cryptococcus neoformans*; анаморфа) 80, 148

Flammula dilepis (Berk. et Br.) Sacc. 272 *, 273

Flammulina velutipes (Curt.) Sing. 130 *

Fomes (Fr.) Fr. 140

— *fomentarius* (L.) Fr. 281, 282 *

Fungi (настоящие грибы, высшие грибы) 11, 12, 61, 156, 181, 191

— imperfecti (Deuteromycota) 12 *, 13 *, 35, 37, 50, 52, 56, 63, 80, 94, 125, 135, 136, 140, 191, 194, 205, 209, 210, 236, 296, 299

Fusarium Lk. 23, 41, 55, 94, 105, 130, 137, 146, 251, 299, 301, 303

— *oxysporum* Schlecht. 10 *

— *solani* (Mart.) Appel et Wr. 301, 302 *

Fusicladium Bon. 298 *

Gaeumannomyces graminis (Sacc.) Arx et Olivier 53 *

Ganoderma applanatum (Pers.) Karst. 140

Gastroboletus Lohw. 286

Geastrum Pers. 288

Gelasinospora Dowding 80

Geoglossaceae 246

Geopetalum carbonarium (Fr.) Pat. 275 *

Geotrichum Lk. 65, 66, 206

— *candidum* Lk. (телеоморфа: *Dipodascus geotrichus*) 33 *, 66 *, 137

Gigaspora Gerdemann et Trappe 200

Gilbertella Hesseltine 60, 196, 197, 199

— *persicaria* (Eddy) Hesseltine 60, 61 *

Glaziella Thaxt. 200

Gliocladium Cda. 140

Gloeos poridiella Pert. 305

Gloeotulasnella traumatica Bourd. 272 *

Glomerella cingulata (Stoneman) Spaulding et v. Schrenk 303

Glomus macrocarpus Tul. 197 *, 200

Gnomonia leptostyla (Fr.) Ces. et de N. 100 *

Gonatobotryum Sacc. 65

— *simplex* Cda. 68 *

Graphidaceae, Graphidales 232, 248

Gyalectales 232, 247, 248

Gymnoascaceae 28, 37, 56, 236, 237, 301, 304

Gymnosporangium sabinae (Dicks.) Wint. 295, 296 *

Gyromitra esculenta Fr. 319

Halosphaeriaceae 256

Hansenula Syd. 133, 135

Haplosporangium fasciculatum Nicot 197 *

Haplotrichum Lk. 281 *, 297

Harpella melusinae Leger et Duboscq 202, 203 *

Harpellales 32, 155, 193, 194, 202, 203

Harpochytriales 184, 189

Harpochytrium hedinii Lagh. 204 *

Helicogloea Pat. 270

— *lagerheimii* Pat. 271 *, 273

Helicosporium panacheum R. T. Moore 299 *

Helminthosporium Lk. 65

— *soriokinianum* Sacc. 69 *

Helotiales — см. Leotiales

Helvella L. 80

— *crispa* Fr. 128, 240 *, 241, 246

Hemitrichia serpula Rost. 163 *

Herpotrichia juniperi (Duby) Petr. 19 *

Heterobasidiomycetidae 276, 279, 281

Heterobasidion annosum (Fr.) Bref. 140

Histoplasma Darling 236

— *capsulatum* Darling 56 *

— *farcinosum* (Rivalier et Micellone) Cif. et Redaelli 155

Hohenbuehelia petaloides (Fr.) Schulz. 275 *

Holmiella sabina (de N.) Petrini 262 *

Holobasidiomycetidae 272, 276, 281

Homobasidiomycetidae 34, 119, 276

Hyalodidymae 299

Hyaloscypha lachnabrachya (Desm.) Nannf. 244, 245 *

Hydnaceae 269

Hydnum repandum L. 283 *

Hymenochaetaceae, Hymenochaetales 284

Hyphochytriomycetes 50, 180, 159

Hyphochytridiomycota 7, 12 *, 13 *, 72, 180

Hyphomycetes 37, 55, 94, 135, 236

Hypocreaceae 129, 223, 224

Hypomyces (Fr.) Tul. 257

Inocybe geophylla (Fr.) Quel. 275 *

— *patouillardii* Bres. 318

Iodophanus carneus (Pers.) Korf 222 *, 223, 240

Ipomoea batatas (Convolvulaceae) 137

- Karakulina* Golovin 298 *
Keratinomyces Vanbreuseghem 148
Kickxella alabastrina Coem. 33 *
 Kickxellales 32, 193, 194, 197, 201, 202
Kuehneromyces mutabilis (Schaeff.) Sing.
 et A. H. Smith 130
 Laboulbeniales 52, 114, 214
 Laboulbeniomycetes 155
 Laboulbeniomycetidae 212, 214, 222
Labyrinthula Cienk. 170
 — *algeriensis* Hollande et Enjumot 169 *
 — *macrocystis* Cienk. 170
 Labyrinthulomycetes 159, 169
 Labyrinthulomycota (сетчатые слизеви-
 ки) 7, 12 *, 13 *, 169
Lactarius S. F. Gray 318
Lactobacillus (молочнокислая бактерия;
 Eubacteria) 138
Lagena radiculicola Vanterpool et Leding-
 ham 180
 Lagenidiales 52, 155, 171, 172, 179
Laminaria iberia (водоросль) 169
Lecanora Ach.
 Lecanorales 17, 222, 232, 247, 248
Lembosina gontardii E. Muller 261 *, 262
Lentinus edodes (Berk.) Sing. 130
Lenzites Fr. 139
 Leotiales 56, 218, 219, 232, 247, 305
Lepiota (Pers.) S. F. Gray 127
Leptolegnia d By. 175
 Leptomitaceae 179
 Leptomitales 171, 172, 179
Leptomitus lacteus (Roth) Agardh 130
Leptosphaeria nodorum E. Muller 258
 — *senegalensis* Segretain et al. 148
Leptosphaerulina australis McAlpine 228,
 230 *, 260, 305
 Leptostromaceae 305
 Lepto-тип (Uredinales) 292, 295
 Liceales 164, 165
 Lichenes — см. Лишайники
Limacinia nivalis E. Muller 259 *, 260
Loboa lobo (Fonseca et Leao) Cif. 150
Lophodermium pinastri (Schrader) Cheva-
 lier 246
Lycogala epidendron (L.) Fr. 164
 Lycoperdales 269, 277, 287, 288
Lycoperdon perlatum Pers. 287, 288 *
Madurella Brumpt
Malassezia furfur (Robin) Baillon (сино-
 ним: *Pityrosporum furfur*) 150, 152
Mamiania fimbriata (Pers.) Ces. et de N.
 256
Martensoniomyces pterosporus Meyer 201,
 202 *
Melampsora lini (Ehr.) Lev. 34 *
 Melanconiales 297, 303, 304
Melanopsichium esculentum (Henn.)
 Mundkur et Thirumalachar (синоним:
Ustilago esculenta) 128
Melasmia acerina Lev. 246
Melilola melanochaeta Syd. 51 *
 — *niessleana* Wint. 238 *
 Meliolaceae 237
 Meliolales 24, 51, 224, 231, 233, 238, 253,
 258
Merulius lacrymans — см. *Serpula la-*
crymans
Metarrhizium Sorok. (также «Metarrhi-
 zium») 155
 — *anisopliae* (Metschnikow) Sorok. 136
Metschnikowia Kamiensky 80
 Microascaceae, Microascales 224, 232,
 237, 253
 Microglenaceae 253
Microsphaera alphitoides Griff. et Maubl.
 244
Microsporum Gruby 65, 148, 236, 237, 302
 — *audouinii* Gruby 152
 — *canis* Bodin 65, 66 *, 152, 155, 303
 — *gypseum* (Bodin) Guiart et Grigorakis
 152, 237
 — *nanum* Fuentes 155
 Micro-тип (Uredinales) 292, 295
Monascus Went 207
 — *purpureus* Went (анаморфа: *Basipeto-*
spora) 65 *, 133
Monilia Bon. (кольцевая плодовая
 гниль) 137
 — *cinerea* Bon. 246
 Moniliaceae 303
 Moniliales 297, 300, 301, 302, 304
Monilinia Honey 137
 — *fructigena* (Aderh. et Ruhl.) Honey 244
 — *laxa* (Aderh. et Ruhl.) Honey 246
Monoblepharella taylorii Sparrow 189 *,
 190
 Monoblepharidales 60, 182, 184, 190
Monoblepharis polymorpha Cornu 189 *
Monostyla solidus (коловратка) 51 *
Montagnea Fr. 286
Morchella esculenta (L.) Fr. 100 *, 128,
 240, 241
Mortierella Coem. 196, 198
 — *angusta* (Linnemann) W. Gams 197 *
 — *biramosa* v. Tiegh. 197 *
Mucor Micheli ex Fr. (сп. Rhizomucor)
 41, 80, 105, 118 *, 195, 196
 — *bainieri* Mehrotra et Baijal 197 *
 — *mucedo* (L.) Fres. 117, 194, 196 *
 — *racemosus* Fres. 197 *

- Mucoraceae 53, 81, 117, 153
 Mucorales 17, 20, 24, 28, 31, 32, 36, 41, 53, 60, 86, 94, 101, 103, 105, 106, 117, 122, 127, 133, 135, 137, 147, 150, 193, 194, 196, 197, 198, 199
Mycena citricolor (Berk. et Curt.) Sacc. 287
 — *galericulata* (Fr.) S. F. Gray 275 *
 Mycetozoa — см. Myxomycota
Mycogone Lk. 129
Mycosphaerella Johans. 260
 — *killianii* Petr. 218
Mycotypha africana Novak et Bakkus 36
 Myriangiaceae 260
Myriangium duriae Mont. et Berk. 260
Myrothecium Tode 109, 140, 146
 Myxomycetes 13 *, 41, 42, 72, 158, 159, 160
 Myxomycetidae 158, 160, 161
 Myxomycota 7, 11, 12, 13, 37, 158
Myzocyttium zoophthorum Sparrow 179 *, 180

Nadsonia fulvescens (Nadson et Konokotin) Syd. 209, 210 *
Nannizzia Stockdale 148, 236
 — *gypsea* (Nann.) Stockdale 237 *
 «Natick» метод 131
Nectria cinnabarina (Tode) Fr. 251 *, 252
 — *galligena* Bres. 106
 — *episphaeria* (Tode) Fr. 222 *, 224
 — *haematococca* Berk. et Br. 227, 229 *, 251, 258
Neocallimastix frontalis 94
Neosartorya Malloch et Cain 236
Neurospora Shear et B. O. Dodge 32, 79, 80, 103, 105, 116, 122, 249, 250
 — *africana* Huang et Backus 103
 — *crassa* Shear et B. O. Dodge 249
 — *sitophila* Shear et B. O. Dodge 115 *, 116, 218, 249
 — *terricola* Gochenaour et Backus 249 *, 250
 Nidulariales 96, 277, 289
Nitschkia acanthostroma (Mont.) Nannf. 250 *, 251
Nocardia (Actinomycetales, Eubacteria) 147
Nothofagus (Fagaceae) 246

Olpidium (Braun) Schroet. 186
 — *brassicae* (Wor.) Dang. 187
 Onygenaceae, Onygenales 56, 89, 126, 224, 232, 236
 Oomycetes 24, 32, 41, 42, 62, 73, 79, 80, 137, 155, 156, 159, 170, 180
 Oomycota 7, 12 *, 13 *, 156, 170
Ophiostoma Syd. et P. Syd. 86
 — *stenoceras* (Robak) Melin et Nannf. 237
 — *ulmi* (Buis.) Nannf. (синоним: *Ceratocystis ulmi*) 22
 Ophiostomataceae, Ophiostomatales 220, 221, 224, 232, 237, 253
 -opsis-тип (Uredinales) 292, 295
Orchesellaria mauguioi Manier 204 *
Ostropa barbara (Fr.) Nannf. 247, 248 *
 Ostropales 17, 232, 248

Paecilomyces Bainier 138, 236
 — *variotii* Bainier 131
Paracoccidioides Almeida 37
 — *brasiliensis* (Splendore) Almeida 20, 150
 Patellariaceae 262
Paullicorticium allantosporum J. Eriks. 269, 270 *
 — *anasatum* Liberta 269, 270 *
 — *pearsonii* (Bourd.) J. Eriks. 270 *
 «Pekilo» процесс 131
Pellicularia filamentosa (Pat.) Rogers 57 * — ср. *Rhizoctonia* DC.
Peltigera Willd. 225
Penicillium Lk. 26, 65, 80, 92, 98 *, 107, 111, 134, 137, 140, 146, 148, 234, 235 *, 236, 297, 300, 303
 — *camemberti* Thom 133
 — *casei* Staub см. *P. roqueforti*
 — *caseicolum* Bainier см. *P. camemberti*
 — *chrysogenum* Thom 26, 135, 300 *
 — *digitatum* Sacc. 137
 — *expansum* Lk. 137
 — *griseofulvum* Dierckx 135
 — *italicum* Wehmer 137
 — *notatum* Westling см. *P. chrysogenum*
 — *roqueforti* Thom 133
 — *urticae* Bainier см. *P. griseofulvum*
Peniophora livida (Fr.) Burt 275 *
Peronospora Cda. 156, 177, 178
 — *ranunculi* Gaeum. 177 *
 — *tabacina* Adam 141, 156, 178
 Peronosporales 24, 62, 137, 156, 171, 172, 176, 177, 178, 179
 „petites“-мутанты 42, 122, 123
Petriellidium boydii (Shear) Malloch 148
 Pezizales 100, 222, 225, 226, 232, 239, 241
 Phacidiales 74, 232, 246
Phacidina gracilis (Niessl) v. Hoehn. 246, 247 *
 Phaeosporae 299
 Phaeodidymae 299
 Phallales 277, 289, 290

- Phallus impudicus* L. 128, 289, 290*
Phanerochaete P. Karst. 140
Phialophora Medlar 63*, 65, 148
Pholiota nameko (T. Ito) S. Ito et Imai 130
— *squarrosa* (Fr.) Kumm. 275
Phoma Sacc. 305
— *herbarum* West. 305*
— *lingam* (Tode) Desm. 258
Phragmidium tuberculatum Muller 296*
Phragmobasidiomycetidae 276
Phycomyces Kuntze 32, 80, 198
— *blakesleeana* Burgeff 28
Phycomycetes 14
Phyllachora graminis (Pers.) Nitschke 252
Physarales 164, 165
Physarum Pers. 41, 161
— *nicaraguense* McBride 163*
— *nucleatum* Rex 163*
polycephalum Schw. 162*, 164
Physcia stellaris (L.) Nyl. 222*, 224
Physoderma alphasphae (Pat. et Lagh.) Karling 189
— *maydis* Miyabe 189
Phytophthora d By. 32, 80, 172, 177, 178
— *cactorum* (Lebert et Cohn) Schroet. 172
— *cambivora* Petri 172
— *citricola* Saw. 172
— *erythroseptica* Pethyb. 172
— *fragariae* Hickman 172
— *infestans* (Mont.) d By. 137, 172, 175*, 176, 177, 178
— *megasperma* Drechs. 172
— *palmivora* Butl. 172
— *syringae* (Kleb.) Kleb. 172
— *vesicula* Anastarsion et Churchland 172
Picea alba (= *Abies alba*, пихта, хвойные) 128
Pichia Hans. 80, 135, 137
Pilobolus Tode 20, 198
— *kleinii* v. Tiegh. 101
Pinus L. (сосна)
— *maritima* 67
— *strobus* 22, 295
Piptocephalidaceae 199
Piptocephalis indica Mehrotra et Baijal 199
Piptoporus betulinus (Bull.) Karst. 140
Pithomyces Berk. et Br. 146, 303
— *chartarum* (Berk. et Curt.) M. B. Ell. 301, 302*
Pithyosporum Malassez (синоним: *Malassezia*)
— *furfur* см. *Malassezia furfur*
— *pachydermatis* Weidman 155
Plantae — см. Растения
Plasmodiophora Wor. 186
— *brassicae* Wor. 166, 167*, 168*
Plasmodiophorales 62, 168
Plasmodiophoromycetes, Plasmodiophoromycota (паразитические слизевик), 12, 13, 50, 137, 159, 166
Plasmodopara Schroet. 177, 178
— *viticola* (Berk. et Curt.) Berl. et de T. 177*, 178
Platyspora pentamera (Karst.) Wehm. см.
Comoclathris pentamera (Karst.) Harr
Pleosporaceae 258
Pleurotus (Fr.) Kumm.
— *ostreatus* (Jacq.) Kumm. 130, 131
Plowrightia insculpta (Wallr.) Sacc. 30*
— *ribesia* (Fr.) Sacc. 47*
Pluteus cervinus (Secr.) Fr. 275*
Pocheina rosea Loeb. et Trapp 165
Podocarpus (голосеменные) 238
Podosphaera Lev. 243
— *aucupariae* Lev. 244*
— *leucotricha* (Ell. et Ev.) Salm. 244
Polyandromyces coptosomalis Thaxt. 215
Polycarpicae 142
Polyphagus euglenae Nowak. 182, 184, 185*, 186
Polyporales 284, 287
Polyporus Micheli ex Adans. 80
— *abietinus* (Dicks.) Fr. 23
Polystigma rubrum (Pers.) DC. 252*
Poriales 284
Prokaryota — см. Прокариоты
Protoctista — см. Протоктисты
Protomyces macrosporus Ung. 211
Protomycetales 206, 211
Protostelidae 158, 160
Protosteliaceae 161
Protosteliales 164
Prototheca (зеленая водоросль) 15
Protozoa — см. Простейшие
Prunus (Rosaceae) 252
Psalliota (Fr.) Kumm. 80 — см. также *Agaricus*
Pseudococcus citri (червец) 200
Pseudomonas (Eubacteria) 135
Pseudoperonospora humuli (Miyabe et Takahashi) Wilson 177
Pseudopeziza trifolii Fckl. 244
Psilocybe (Fr.) Kumm. 126
Puccinia Pers. 156
— *caricis* Schroet. 128
— *dispersa* Eriks. 295
— *glumarum* Eriks. 295
— *graminis* Pers. 141, 142, 156, 292, 293*, 294, 295

— *persistens* Plowr. 296*
 — *purpurea* Cke. 294*
 — *sorghi* Schw. 295
 — *tritici* Eriks. 295
 Pucciniaceae 295
 Pucciniastraceae 295
Pyrenochaeta romeroi Borelli 148
 Pyrenulaceae 253
Pyrethrum (Compositae; экстракт этого растения) 145
Pyricularia oryzae Cav. 145
Pyronema domesticum (Sow.) Sacc. 140, 216, 217
 — *omphalodes* (Bull.) Fckl. 219*, 221, 239*, 240
 Pyrophyta (пирофитовые водоросли) 12
Pythiopsis d By. 175
Pythium Pringsh. 177, 178
 — *debaryanum* Hesse 178

Ramaria botrytis (Fr.) Ricken 283*
Ravenelia esculenta Narasimhan et Thirum. 128
Rhinosporidium seeberi (Wernicke) Seeber 150
 Rhipidiaceae 179
Rhizidiomyces parasiticus Karling 180*, 181
Rhizocarpon geographicum (L.) DC. 262
Rhizoctonia DC. 17 — см. также *Pellicularia* Cke.
 — *solani* Kuhn 57*
Rhizomucor miehei (Cooney et Emerson) Schipper 19*
 — *pusillus* (Lindt) Schipper 19, 198
Rhizophlyctis A. Fisch. 180, 181
Rhizophydium Schenk 182, 183
 — *ovatum* Couch 182, 183*, 184
 Rhizopoda 12
Rhizopus Ehr. 24, 53, 80, 137, 147, 196, 197, 198
 — *nigricans* Ehr.-R. stolonifer 53, 137
 — *oligosporus* Saito 133
 — *oryzae* Cohn 53, 135, 198
Rhododendron ferrugineum (Ericaceae) 279
Rhodogaster Horak 286
 Rhodophyllaceae 286
Rhodophyllus Qué. 286
 — *sinuatus* (синоним: *Entoloma lividum*) 318
 Rhodophyta (красные водоросли) 12
Rhodosporidium Banno 32, 266
 — *sphaerocarpum* Newell et Fell 265, 266*
Rhodotorula Harrison 265, 266*, 306*
 — *rubra* (Demme) Lodder 80

Rhombostilbella Zimm. 65, 297, 303
 — *crus-pavonis* Cif. et al. 67*
Rhytisma acerinum (Pers.) Fr. 74*, 246
Ribes (смородина) 22
Roestelia Reb. 296*
 Rubiaceae 259
Rubus idaeus (малина; Rosaceae) 262
Russula (Pers.) S. F. Gray 318
 — *emetica* Fr. 286*
 Russulaceae, Russulales 286

Saccharomyces Meyen 35*, 79, 80, 105
 — *carsbergensis* Hans. 134-S. cerevisiae
 — *cerevisiae* Hans. 75*, 80, 93, 122, 133, 134, 208*, 209, 210*
 — *ellipsoideus* Hans. 133-S. cerevisiae
 — *rouxii* Boutroux 133
 — *sake* Yabe см. S. cerevisiae
 Saccharomycetaceae 35, 137
Saccharomycodes ludwigii Hans. 208*, 209, 210*
Saccharomycopsis Schiöning (синоним: *Endiomyopsis*) 32, 80
Saccobolus kervernii (Grouan) Boud. 225, 226
 Saksenaea Saksena 196
Saprolegnia Nees 155
 — *monoica* Pringsh. 172, 173*, 176
 — *parasitica* Coker 176
 Saprolegniales 62, 100, 105, 114, 130, 171, 172, 174, 175, 176
Scedosporium apiospermum Sacc. ex Castell. et Chalm. 148
Schizophyllum Fr. 80
 — *commune* Fr. 274*
Schizosaccharomyces Lindner 206, 209
 — *octosporus* Beijer. 50, 208, 209, 210*
Sclerocystis Berk. et Br. 200
Scleroderma bovista Fr. 228
 — *verrucosum* Pers. 288*
 Sclerodermales 277, 288
Sclerotinia Fckl. 56, 80, 137
 — *sclerotiorum* (Lib.) d By. 218, 219
 — *trifoliorum* Eriks. 219, 220*, 244
Scytalidium lignicola Pesante 65, 66, 67
Sebacina incrustans (Fr.) Tul. 273*
Sepedonium chrysospermum (Bull.) Lk. 56
 Septobasidiales 32, 270, 271, 275, 278, 291, 292, 295
Septobasidium pseudopedicellatum Burt 291*
Septonema Cda. 65
 — *secedens* 68*
Septoria nodorum (Berk.) Berk. et Br. 258
Serpula lacrymans (Fr.) Schroet. 54, 139, 282

- Silene dioica* (Caryophyllaceae) 264
Simulium equinum (мошка) 202
Sordaria fimicola (Rob.) Ces. et de N. 218, 222*, 224
Sordariaceae 223, 224, 249, 251
Sorosphaera veronicae Schroet. 62*
Speiopsis pedatospora Tubaki 299*
Spermatophthora Ashby et Nowell 61
— *gossypii* Ashby et Nowell 211
Sphacelia Lev. 256
Sphaerella inaequalis Cke. 157
Sphaeriales 100, 106, 115, 117, 129, 140, 218, 222, 224, 227, 232, 253, 297, 303
Sphaeropsidaceae, Sphaeropsidales 297, 303, 305
Sphaerotheca Lev. 243
— *mors-uvae* (Schw.) Berk. 244
Sphaerotilus natans (Eubacteria) 130
Spilocaea Fr. 298
— *pomi* Fr. 257, 298*
Spilosticta cinerascens (Fckl.) Petr. 157
— *inaequalis* (Cke.) Petr. 157
Spirodactylon aereum Benjamin 201, 202*
Spongospora subterranea (Wallr.) Lagh. 137, 168
Sporobolomyces Kluyver et van Niel 147, 266, 306
— *roseus* Kluver et van Niel 80, 306*
— *salmonicolor* (Fischer et Brebeck) Kluyver et van Niel 80
Sporormia de N. 80
Sporothrix schenckii Hektoen et Perkins 127, 148, 237
Sporotrichum pulverulentum Novobranova (телеоморфа: *Phanerochaeta*) 140
Sporozoa 12
Stachybotrys Cda. 146
Stemonitales 165
Stemonitis webberi Rex 163*
Stemphylium Wallr. 140
Stereum hirsutum (Willd.) Fr. 100*
Stigeoclonium (зеленая водоросль, Chlorophyta) 183
Stigmatomyces baeri Peyritsch 214, 215*
Stilbaceae 236, 303
Stipella vigilans Leger et Gauthier 202, 203*
Streptococcus (Eubacteria)—см. СТРЕПТОКОККИ
Streptomyces (Actinomycetales, Eubacteria) 98*, 135, 145
Streptomycetaceae 99, 107
Streptomyces 98, 135, 145
Strigulaceae 253
Stylopage cephalote Drechs. 199*
Sydowiella fenestrans (Duby) Petrak 255*, 256
Syncephalastrum Schroet. 80, 127, 198
— *racemosum* (Cohn) Schroet. 197*
Syncephalis pycnosperma Thaxt. 197*, 199
Synchytrium d By. et Wor. 186
— *endobioticum* (Schilb) Perc. 187
— *taraxaci* d By. et Wor. 181, 186, 187*
Talaromyces Benjamin 236, 297, 301
— *emersonii* Stolk 19
— *flavus* (Kloecker) Stolk et Samson 220*, 224
— *helicus* C. R. Benjamin 234*, 235*, 236
Taphridium umbelliferarum (Rostr.) Lagh. et Juel 211
Taphrina Fr. 36, 212, 278
— *betulina* Rostr. 214
— *deformans* (Berk.) Tul. 24, 212, 213*, 214
— *pruni* Tul. 24, 213*, 214
Taphrinales, Taphrinimocetidae 36, 72, 143, 205, 211, 212, 263, 270, 279
Taraxacum (Compositae) 186
Teloschistes Norm. 224
Thamnidium Lk. 137
Thelephoraceae, Thelephorales 284
Thelotremales 248
Thielavia sepedonium Emmons 221, 222*
Thielaviopsis paradoxa (De Seyn.) Hoehn. 66, 69*
Thraustochytriaceae 17, 170
Thraustotheca Humph. 175
— *clavata* (d By.) Humph. 174*
Tilletia Tul. 280
— *caries* (DC.) Tul. 94, 280*
Tilletiales 264, 265, 278, 280, 281
Tinea corporis 155
Torulopsis Berl. 81, 135
Toxotrichum cancellatum (Phillips) Orr et Kuehn 28
Trametes versicolor (L.) Pil. 140
Tremella Fr. 118
Tremellales 32, 96, 275, 278, 279, 280, 290
Trichiales 164, 165
Trichodelitschia bisporula (Crouan) Munk 29*
Trichoderma Pers. 105, 140
— *viride* Pers. 131
Trichoglossum hirsutum (Pers.) Boud. 246
Tricholoma pardinum Qué. 318
Trichomycetes 12*, 13*, 62, 189, 191, 194, 203
Trichophyton Malmsteten 148, 150, 152, 156, 236, 237, 302
— *concentricum* Blanchard 22, 162
— *mentagrophytes* (Robin) Blanchard 52*, 162, 155, 304*

- *rubrum* (Castell.) Sabour. 152, 304*
 — *soudanense* Joyeux 20
 — *terrestre* Durie et Frey 303*
 — *verrucosum* Bodin 152, 155
Trichosporon Behrend 81, 133, 306
 — *beigelii* (Kuchenmeister et Rab.) Vuill. 80
Trichothecium Lk. 80
Triticum vulgare (пшеница; правильное название — *Triticum aestivum* — Прим. пер.) 53*
Tuber Micheli ex Wigg. 128
 — *aestivum* Vitt. 241*
 — *brumale* Vitt. 241
 — *melanosporum* Vitt. 241
 Tuberales 239
 Tuberculariaceae 303
 Tulasnellales 273, 275, 278, 280
Typhula gyrans (Batsch) Fr. 56*
 — *intermedia* Appel et Laub. 56*
- Ulmus* (вяз, ильм) 253
Uncinula aceris (DC.) Sacc. 222*
 — *bicornis* (Wallr.) Lév. 243*
 Uredinales (ржавчинные грибы) 15, 22, 32, 118, 142, 156, 271, 276, 278, 292
Uredinella coccidiophaga Couch 270*
Urocystis Rab. 280*
 — *tritici* Rostr. 280
Urtica (крапива, Urticaceae)
 — *parviflora* 128
 Ustilaginales (головневые грибы) 120, 263, 264, 265, 280, 281
Ustilago (Pers.) Roussel 36, 41, 264
 — *esculenta* Henn. см. *Melanopsichium esculentum* 128
 — *maydis* (Beckm.) Ung. 264, 265
 — *tritici* (Pers.) Rostr. 265
 — *violacea* (Pers.) Roussel 142, 264*
 Ustomycetes (головневые грибы) 12*, 13*, 32, 35, 72, 80, 81, 191, 192, 263
- Venturia carpophila* Fisch. 238*
 — *inaequalis* (Cke.) Wint. 51*, 142, 157, 216, 257, 258*, 298*
 — *pirina* Aderh. 298*
 Venturiaceae 258
 Verrucariaceae 258
 Verrucariales 247
Verticillium Nees 56, 65, 129, 301, 303
 — *albo-atrum* Reinke et Berth. 142
 — *malthousei* Ware 69*
Volvariella volvacea (Bull.) Sing. 130
- Woronina Cornu 168
- Xenostomella* Syd. 51
Xylaria hypoxylon (L.) Grev. 211, 252, 253*
 — *longipes* Nitschke 222*, 223, 225
 — *polymorpha* (Pers.) Grev. 223
 Xylariaceae 244, 253
- Zea mays* (кукуруза, Gramineae) 17, 189, 265*, 295
Zizania latifolia (Gramineae) 128
 Zoopagaceae 199
 Zoopagales 52, 155, 192, 194, 197
Zoophagus tentaculum Karling 51*, 178, 199
Zostera marina (морская трава, Zosteraceae) 170
 Zygomycetes 12*, 13*, 17, 20, 24, 28, 31, 36, 41, 42, 53, 61, 62, 72, 73, 76, 80, 94, 127, 135, 137, 155, 191, 192, 194
 Zygomycota 11, 12*, 13*, 32, 33, 37, 62, 133, 156, 191, 194, 206
Zygorhynchus Vuill. 80
Zymonema Dodge 236
 — *dermatitidis* (Gilchrist et Stokes) Dodge 150

Предметный указатель

(*) — на указанной странице имеется иллюстративный материал, относящийся к данному объекту или понятию.

«с» — после номера страницы — термин упоминается и на последующей странице

«сс» — термин упоминается на нескольких последующих страницах.

- Авторов фамилии 157
Автотрофность 18
Агарикоидный тип базидиомы 267*, 268
Агрегация 161
Адгезорий 167, 168*
Аденозиндифосфат (АДФ) 91, 92
АДФ — см. Аденозиндифосфат
Азигоспора 200
Акарицид 144
Акразин — см. АМФ, циклический
Акроконтный тип клетки 44, 159
Актидион (циклогексимид) 81, 98, 102, 145
Актин (см. также Тубулин) 40
Алевриоконидия (алевриоспора) 64
Аллели 117с
Алкалоиды 104, 108, 126
Аллерген 146с
Аллергия, микогенная 82
Алlostерический эффект 82
Аллоциста 56
Амброзии грибы 127
Амеба, амебоидные клетки 37, 204
Амебоидная стадия 21
Американский бластомикоз — см. Бластомикоз
Амилаза 132, 134
Амиллоидная сумка 223
Амиллоидного кольца тип 223
 α -Аминоадипиновая кислота 95, 96
Аминопептидазы 881
АМФ, циклический (акразин) 162
Амфотерицин 87, 98*, 102, 154
Анаморфа (бесполое спороношение) 49, 50сс, 56, 63, 231, 276, 298
Анастомоз 125
Анафаза 40*, 74*, 75
Анаэробизм 93
Анг-как 133
Анемохория 21
Анизогамия, анизогаметы 58
Анкотил (5-фторцитозин) 98*, 102
Аннелида 63*, 64
Аннелидное почкование 209
Аннелоконидия 63*, 66, 298*
Антеридиол 105, 106
Антеридий 29, 59, 49*, 59, 113*, 173*, 175*
Антиактиновое действие 41
Антибиоз 16
Антибиотики 42, 81, 98*, 104, 105, 107, 108*, 111, 135, 145
Антимикотики 98*, 102
Антимицины 145
«Антонов огонь» 257
Антрахиноны 107, 108*, 109*, 110*, 111
Антропофильные дерматофиты (встречающиеся у человека) 152
Антропохория, антропохоры 21
Апланоспора 59, 62
Апланоспорангий 59
Апомиксис 217, 218
Апотеций 230, 239*, 240*, 244, 245*, 247*
Апофиза 196, 197*
Апрессорий 50
Арабит 91
Аромат 128, 130
Артрическая конидия (артроконидия) 64, 67*
Аск — см. Сумка
Аскогенная гифа 70, 113*, 212
Аскогон 49, 60, 73, 113*, 227*, 249
Аскома 227
Аскорбиновая кислота 99
Аскоспора 60, 76, 205с
— дифференцировка 225
Аспергиллез 149, 154
Аспергиллома 147, 149
Аспохалазин (аспостерол) 87, 110*
Ассимиляция углерода растениями 16
Астма 146, 153
АТФ (аденозинтрифосфат) 91, 93с
Ауксотрофность, ауксотрофы 19
Аурантиоглиокладин 108*
Афаноплазмодий 164, 169
Афицид 144
Афлатоксикоз 146
Афлатоксин 104, 108*, 110*, 127, 146
Ацервул 58

- Базальная строма 231
 Базальное тельце 62*
 Базидий образование 269, 271
 Базидиоболез 151, 201
 Базидиома 267*, 268
 — развитие 268*
 Базидиоспора 60, 274
 — отбрасывание 274*
 Базидия 49, 60, 253, 269*, 270*, 271*, 272*, 273*
 — развитие 271*
 — стихическая (стихобазидия) 272*
 — хиастическая (хиастобазидия) 272*, 273
 Бактерии 11, 12*, 14
 Балинит — см. Кандидобаланит
 Баллистоспоры 274*, 306*
 Белая гниль 140
 Белок 42, 81, 88с
 — расщепление 88с
 — синтез 42, 95
 Белок одноклеточных организмов (БОО) 135
 Беномил 42, 98*, 102
 Береза (*Betula*) 17
 Бесполое развитие — см. Развитие
 Бесполое спороношение (см. также Анаморфа) 55сс
 Бикарбонат 105
 Биогаз 132
 Биомасса 25
 Биосинтез
 — лизина 95*, 96, 171
 — триптофана 96
 Биотип 99
 Биотоп 16
 Биотроф 11
 Биоценоз 16
 Биполярная несовместимость, биполярный гетероталлизм 117, 118
 Битуникатная (сумка) 225*
 Бластицидин 145
 Бластическая конидия (бластоконидия) 62с, 63*, 66, 67*, 68*, 298
 Бластомикоз 147, 151, 155
 Бластомицеты 35, 305
 Бокальчатое деление 207, 208
 Боковые гифы 30
 Болезни растений 141сс
 Болетоидная базидиома 267*, 268
 Бордоская жидкость 102
 Ботриобластоконидия, ботриоконидия 66, 68*
 Брожение 92сс, 96, 132сс
 Бульбиллы 57
 Бурая гниль 140
 ВА-микориза (везикулярно-арбускулярная микориза) 17, 200
 Вакуоль 43, 168*, 223, 225
 Валидамицин 42, 81, 98*, 102, 145
 Валин 82*
 Вегетативные структуры (ср. также развитие, вегетативное) 28
 Вегетативный таллом 28
 Ведьмины метлы 214
 «Ведьмины яйца» 189, 190*
 Везикулярно-арбускулярные (ВА) микоризы 17, 200
 Веселка 289, 290*
 Вид (*species*) 156
 — число видов (грибов) 19*, 25
 Винбластин 42
 Вино 133
 Виокристин 109*
 Витамины 99
 Внехромосомная наследственность 122
 Водоросли 11, 12*, 14
 Волютин (тельца) 43
 Вторичные метаболиты 103с, 104*, 105, 106
 Вторичные микозы 147, 152
 Вторичный метаболизм (вторичный обмен веществ) 34, 77с, 103, 104
 Вяз (Ильм, *Ulmus*) 17
 Галактаны 85
 Галактоза 86
 Галактозамин 86
 Галлюциноген — см. Психотропные вещества
 Гамет копуляция 181, 183*, 188*
 Гаметангий 59
 Гаметангиогамия 59, 60, 216, 217*
 Гаметофит 188
 Гаметы 49, 60с
 Гамма-глобулин — см. Глобулин
 Гаплогифиды 276
 Гапло-дикариотичные грибы 72
 Гапло-диплоидные грибы 72
 Гаплоидные грибы 72, 113
 Гаплофаза 70с
 Гастроидный тип базидиомы 267*, 268
 Гаустория 53, 54
 Гексоза 91
 Гексозо-6-фосфат 91
 Геликоидные споры, геликоспоры 298, 299*
 Гельвелловая кислота 107
 Гемангиокарпное развитие 269, 284
 Гемицеллюлоза 89, 130
 Геммы 56
 Генетика (наследственность) 112с

- Генная мутация 124
 Генное число 79
 Геномная мутация 123
 Генотип 112
 Генов пара (аллели) 117
 Гентиреновый альдегид, гентиреновый спирт 108*
 Географические расы 21
 Гептаен 98*
 Гетерогамия 60с, 182
 Гетерогликианы 85
 Гетерокарион, гетерокариоз 124
 Гетерополисахариды 85
 Гетероталлизм 115, 117*, 119*
 Гетеротрофия 11
 Гиалиновые конидии, гиалоспоры 299
 Гигантская клетка 56
 Гигантский головач (*Calvatia gigantea*) 288
 Гидноидный тип базидиомы 267*, 268
 Гидрохория 21, 171
 Гимениальные цистиды 275*
 Гимений 240*
 Гимнокарпное развитие 268*, 285
 Гименофор 269, 283
 Гипотезий 239*
 Гистоплазмоз 147, 151
 Гифы 28, 30с
 Гифиды 276
 — гаплогифиды 276
 — дендрогифиды 276
 — дихогифиды 276
 Гифомицеты 300
 Гифоподий 49, 51*, 52
 Гладкий жгутик 44*
 Глазок (стигма) 170
 Глеба 288*
 — камеры 288
 Глеоцистида 275*, 276
 Гликаны, типы 85
 Гликоген 85с
 Гликозид сердечный 135
 Гликолиз 91
 Глиоксиловая кислота 92
 Глиоксисома 43
 Глиорозеин 108*
 Глиотоксин 110*, 111
 Глицерин 90*, 93
 Глицин 105
 γ-Глобулин 153
 Глюкан 84, 85
 Глюканаза 81
 Глюкоза 84*, 85с, 91
 Глюкозамин 86
 Глюкозо-6-дифосфат 93
 Глюкозооксидаза, окисление глюкозы 92, 94
 Глюкоманнан, глюкоманнопротеид 83
 Глюконовая кислота 134
 Глюкуроновая кислота 86
 Гниль плодов 136
 Гниль узла метелки риса 145
 Голландская болезнь вяза (ильма) 22, 144
 Голотип (конидии) 64с
 Голоартрическая конидия 64
 Голобазидия 270, 272*, 276
 Голобластическая конидия 35*, 63*, 64
 Головневая спора (устоспора) 263с
 Головневые грибы (*Uromyces*) 12*, 13*, 32, 36, 70с, 78, 142, 147, 263
 Головня тычинок 264
 Голокарпные грибы, голокарпные спороношения 48, 54, 159, 182, 184
 Голоморфа, голоморфное развитие — см. Развитие
 Голоталлическая конидия 64
 Голотип конидии 64
 Гольджи аппарат 43, 62*
 Гомоталлизм 117
 Граб (*Carpinus betulus*) 256
 Гризеофульвин 41, 81, 98*, 102, 104*, 107, 135, 154
 Гуанин + цитозин — процент в ДНК (Г + Ц)% 80
 Гуанозиндифосфат (ГДФ) 86

 ДАП (диаминопимелиновая кислота) 95*, 96
 Двойная ламелла, двойная мембрана — см. Мембрана
 Двойные фибриллы 44
 Двужгутиковые — см. Oomycetes
 Дезинфекция 154
 Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) 36, 42, 79с, 112
 — бактериальная 42
 Дейтерогамия 217
 Дейтеромицеты, Fungi imperfecti — см. Deuteromycota
 Декумбин 146
 Дендрогифидии 276
 Дерматофития 149сс, 236
 Дерматофиты 52, 89, 102, 111, 126, 135, 148с, 154с, 236, 303*, 304*
 Деструктивная гниль 140
 Детерминированная конидиогенная клетка 66
 Диагностика (грибных болезней) 153
 Диакнез 74*
 Диаметр гиф 28
 Дигидротриспоровая кислота, дигид-

- ротриспоровой кислоты метиловый эфир 118*
- Дизъюнктивный ареал 22
- Дикарион, дикариофаза 211, 212
- Дикариотизация 217*
- Диктиосома 43, 62*
- Диморфизм 36с, 173, 174*
- Динеин 83
- Дипланетизм 173, 174*
- Диплобионтный уровень (Endomycetes) 210*
- Диплоидизация 73
- Диплоидные грибы 72, 120
- Диплонты 123
- Диплотен 74*
- Диплофаза (зигофаза) 71
- Дискомицеты 231
- Дифенил 138
- Дифференцировка (таллома) 48
- Дихогифиды 276
- ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) 38, 42, 79с
- последовательность оснований 79
- процентные молярные доли гуанина + цитозина 80
- Долипора 34*, 206, 267
- Долипоровая септа 32, 33*, 34*
- Долипорово-парентесомная септа 32, 34*
- Дробянки (Archaeobacteria, Eubacteria) 12*
- Дуб (*Quercus*) 17
- Дыхания ферменты, дыхательная цепь 42, 92, 111
- Ель (*Picea alba*) 128
- Жгутики 39, 41, 44*, 62*
- втягивание 46*
- отбрасывание 45
- типы — см. Гладкий жгутик, Перистый жгутик
- фибриллы 44*, 83
- Жгутование 44
- Животные (Animalia) 7, 11с, 12*, 155
- Жизненные потребности 15
- Зеленые водоросли (*Chlorophyta*) 12*
- Зигоспора 49, 191, 196*
- Зигоспорангий 191, 196*
- Зиготен 74*
- Зигофаза (диплофаза) 70с, 72
- Зигофоры 118*, 196*
- Зооспора 21, 28, 37, 45*, 46*, 49, 58с, 62*, 169*, 173*, 174*, 182*, 183*, 188*, 190*, 191, 193*, 196*
- Зооспорангий 58, 59, 172, 173*, 174*, 181, 180*, 182*, 183*, 187*, 188*
- Зоофильные дерматофиты 152
- Зоохория 21
- Зооциста 160*
- Иботеновая кислота 104*, 110*
- Иван-чай 256
- Идиофаза 77с
- Известковая детка — см. Пчела
- Изовиокристин 109*
- Изогамия, изогаметы 60с, 114, 181
- Изолейцин 82*
- Изомальтоза 83, 84*
- Изоферменты 82
- Иммунные реакции 153
- Инвертаза (сахараза) 91
- Иноперкулятная (сумка) 223
- Иноперкулятный зооспорангий 182
- Инсектициды 144
- Интерфаза 40*
- Интерфазное ядро 75
- Инфекционная гифа 30, 51*, 52с
- Инфекция 30, 49
- «Исходная капелька» 60
- Итаконовая кислота 135
- Камамбер, сыр 133
- Кандидобаланит 152, 155
- Кандидоз 147, 151
- Капиллиций (*Mycormycetes*) 164
- волокна (у *Basidiomycetes*) 288
- Каптан 98*
- Капусты кила — см. Кила крестоцветных
- Карбоксиметилполигалактуроновые кислоты (пектины) 85
- Карбоксипептидазы 88
- Кардинальные пункты онтогенеза (ср. также Плазмогамия, Кариогамия, Мейоз) 73
- Кариогамия 70с, 72, 73, 74*, 113*, 205
- Каротиноиды 135
- Картина болезни 147
- Картофель, гниль ботвы и клубней (фитофтороз, ложная мучнистая роса) 176
- Касугамицин 42, 81, 102, 145
- Катенарин 109*
- Каштан (*Castanea*), рак 272
- КДФГ — см. 2-кето-3-дезоксифосфоглюконовая кислота
- Кератин 89, 126
- Кетоконазол 87, 98*
- 2-Кето-3-дезоксифосфоглюконовая кислота (КДФГ) 92, 95

Кила крестоцветных («корневой зоб») 166
 Кинетосома (блефаропласт) 42, 62*
 Кинетохор (центромера) 40*, 114*
 Клавариоидный тип базидиом 267*
 Класс (classis) 12*, 156
 Классы грибов 192
 — грибоподобных протистов 159
 Клатроспоры 299*
 Клевер (*Trifolium*) 189, 244
 — бурая пятнистость клевера 244
 — галлы 189
 — рак клевера 244
 Клейстотеций 235*
 Кодзи 132
 Кокцидиодиз 147, 151, 153
 Коловратки 51*, 179*
 Колонка 195*
 Компостирование 131
 Конидиальная цепочка 68*
 Конидиеносцы 49, 63сс, 300*, 301*
 Конидии 21, 33, 49, 63*, 65*, 66*, 67*, 68*, 69*, 297сс, 299*, 302*, 303*, 304*, 306*
 — образование конидий 20, 50, 63*, 64, 65*, 66*, 298
 Конидиома 57, 297
 Консервирующие вещества 138
 Копроген 100*
 Коремий 58с, 67*
 Кормовые бобовые, галлы 189
 «Корневой зоб» крестоцветных — см. Кила крестоцветных
 Коррозионная гниль 140
 Космополитизм 22
 Красная гниль 140
 Криптококкоз 147, 154
 Кроссинговер 75, 114*
 Круглые дрожжи 36, 57, 94
 Кукуруза (*Zea mays*) 17, 189, 265*, 295
 Культивирование грибов 129
 Культивируемый шампиньон — см. Шампиньон двуспоровый
 Кумарин 109*
 Курчавость 24, 212
 β-Лактам 104*, 107
 Лампроцистиды 275*, 276
 Лепиохлорин 127
 Лептотен 74*
 Лептоцистида 276
 Летний спорангий 167*, 168
 Лецитин 87
 Лигнин 130, 140
 Лигнитубер 53
 Лигноцеллюлоза 89, 140

Лизергиновая кислота 104*, 110*
 Лизергиновой кислоты диэтиламид, ЛСД (LSD) 109, 110*, 126
 Лизин 78, 95*, 96
 Ликомаразмин 104*
 Лимонная кислота 135
 — цикл лимонной кислоты 42, 90*, 92, 105
 Липаза 89
 Липиды (жиры) 43, 89
 Лисичка 268*
 Лишайники 16, 247, 258
 Лобомикоз 151, 155
 Ловчая гифа 51*, 52с
 Ложе конидиальное (*acervulus*) 57с, 304*
 Локальная раса 23
 Локулоаскомицеты 231
 Лысуха (*Fulica atra*) 130
 Магний 101
 «Мадурская стопа» 154
 Мазедий 249
 Макроконидия 304*
 Макромолекулы 79с
 Макроциста 162
 Мальтаза 91
 Мальтоза 83, 84*
 Мальторизин 111
 Маннан 84, 85
 Маннит 94
 Манноза 83, 84*
 Мастит (воспаление вымени) 137
 Мацутакэ 128
 МБК (метилбензимидазол-2-ил-карбамат) 98*, 102
 Мезодиаминопимелиновая кислота (ДАП) 95*, 96
 Мейоз (редукционное деление) 50, 73, 74*, 75*, 205
 Мейоспора 50, 52
 Мейоспорангий 61, 191
 Меланин 85
 Мембрана (двойная мембрана, элементарная мембрана) 42с, 87
 — внешняя — см. Плазмалемма
 Менделизм 112
 Мерулиоидный тип базидиомы 267*, 268
 Местная терапия 154
 Метабазидия 272*, 280
 Метаболизм — см. Первичный метаболизм, Вторичный метаболизм (обмен веществ) 90, 103
 Метаболиты — см. Первичные метаболиты, Вторичные метаболиты

- Металлов ионы 101
 Метафаза 40*
 Метафазная пластинка 39
 Метилбензимидазол-2-ил-карбамат (МБК) 98*
 6-Метилсалициловая кислота 107, 108*
 Метилтриспоровая кислота 118*
 Метокситолухинон 108*
 Метула 234, 235*, 301*
 Микозы животных 155
 Микозы человека 147, 148с
 Микоризы 17, 200
 Микоспорины 20, 100*, 106
 Микотоксикозы 111, 146
 Микотоксины 107, 110
 Микроконидия 304*
 Микропора 31, 33*
 Микропоровая септа 31, 33*
 Микросомы 43
 «Микроспория садовников» 152
 Микротельце 43
 Микротрубочки 40*, 60, 61, 62*, 83, 102, 111
 «Микроциклическое» развитие 49
 Микроэлементы 96, 101
 Миксамебы 37
 Миксофлагелляты 37, 38
 Минимальные потребности 15
 Митоз 40
 — постмейотический 74*, 75*
 Митотический яд 41
 Митоспора 50, 58
 Митоспорангий 58, 61
 Митохондрии 39, 42
 Мицелиальный тяж (ризоморфа) 21, 49, 54*
 Мицелий (грибница) 28
 Мицетизм 145
 Мицетома 147, 149, 154
 Многоатомные спирты — см. Полиолы
 Молоко 137
 D-молочная кислота 135
 Молочнокислые бактерии (*Lactobacillus*) 137
 Молочная плесень — см. *Geotrichum candidum*
 Монотипные отделы (отделы только с одним классом) 13*
 Морфогенез 106
 Мукоромикоз 24, 151, 154
 Мультиферментный комплекс 83
 Муравьи-листорезы 127
 Мусцимол 104*
 Мутации 123
 Мучнистая роса 20, 242
 Мясо 137
 НАД 99
 НАДФ 99
 «Натик» метод — см. «Natick» метод
 Нафталин 127
 Некробионты (пертофиты) 142
 Некротическая реакция 143
 Нематицид 144
 Несовершенные ржавчинные грибы 295
 Несовместимость 115*, 119, 120
 Нигеран 85
 Низорал 98*
 Низшие грибы — см. Протисты, Грибоподобные
 Никкомицин 86, 98*, 102
 Нистатин 154
 Номенклатура 156
 Нуклеиновые кислоты 79
 Нуклеоплазма 38
 Образ жизни грибов 15, 23
 Однохозяйность 295
 Одонтоидный тип базидиомы 167*
 Окисление полное 93
 Окислительно-восстановительный потенциал 20
 Онтогенез, кардинальные пункты 70с, 73
 Онтогенетическое развитие 27с
 Оогамия 170, 173*, 182, 189*
 Оогоний 60, 170, 173*, 180, 189*
 Ооспора 49, 170, 173*
 Оосфера (яйцеклетка) 60, 173*, 174
 Оперкулятная (сумка) 223
 Оперкулятный (зооспорангий) 182
 Опистоконтный тип клетки 44
 Оплодотворение 60, 115*
 — системы оплодотворения 117*, 118
 Орган (органы грибов типичные) 50, 55
 Органеллы (клеточные органеллы) 38, 62*
 Органоспецифичность 142
 Особь 50
 Осмос, осмотические условия 20
 Отдел (divisio) 12*, 156
 Отравления грибами 318
 Отходы 130с
 Парабиоз 6
 Паразитизм 16, 18
 Паракоккцидиоз 147, 151, 154
 Параплазма 46
 Парасексуальность 125с
 Парафиза 239*
 Парентесома 32, 34*, 43
 Партеногамия 217, 218
 Парша яблони 257
 Пастера эффект 93

- Пастеризация 138
 Патогенез 142, 152
 Патулин 104*, 108*, 109, 146
 Педогамия 73
 Пекарские дрожжи 134
 «Пекило» процесс — см. «Рекило» процесс
 Пектин 85, 89
 Пенициллин 26, 107, 135, 236
 Пенициллиновая кислота 108*
 Пентозофосфатный путь 91
 Пептидазы, пептиды 88
 Первичные метаболиты 104*
 Первичный метаболизм (первичный обмен веществ) 34, 77с, 90с, 103, 104*
 Первичный обмен веществ — см. Первичный метаболизм
 Перенесение неблагоприятных условий 49, 55, 56, 72
 Перидий 235
 Перидиола 289*
 Перистый жгутик 44*, 159, 171, 180
 Перитеций 229, 249*
 Пероксисома 43
 Пертофиты (некробионты) 142
 Перфорационная гифа 49, 52с, 51*, 53*
 Перфорационный орган 52*
 Пестициды 144
 Пиво 134
 Пикнида 58, 305*
 — примордий 305*
 Пионнота 58
 Пиретрин (экстракт *Pyretrum*) 145
 Пиридоксин 99
 Пирикулярноз риса — см. Гниль узла метелки риса
 Питироспороз 155
 Плазмалемма, плазматическая мембрана 43, 60
 Плазмогамия 70с, 73, 216, 267
 Плазмодесмы 32
 Плазмодий, настоящий 37, 160, 161
 Плазмодиокарп 164
 Плазмон 122
 Плазмы, разделение 60, 61*
 Паногаменты 59, 73, 188
 Пластинки 268
 Плектомицеты 231
 «Плесневые микозы» 147
 Пляшущие тельца (*dancing bodies*) 43
 Подклассы *Ascomycetes* 212
 Подофиллин 42
 Покоящаяся спора 49, 72, 167*, 168, 182
 Покоящиеся органы 56*, 57*
 Полигалактуроновая кислота (карбок-
 сиполигалактуроновая кислота) —
 см. Пектин 85
 Полиеновые антибиотики 87, 98*, 154
 Полиоксин 86, 102, 145
 Полиолы (многоатомные спирты) 78, 93с
 Полиплоидия 125
 Полисахариды 83, 89
 Полифосфат 43
 Полиэнергидная клетка 31
 Половые гормоны 104*, 105
 «Полярные окна» 41
 Полярные тела веретена 39, 41
 Пора 31с
 Поровая пробка 33*
 Поровый колпачок (парентесома) 34*, 43
 Пороидный тип базилиомы 267*, 268
 Пороконидия 66
 Портвейн 133
 Порядок (*ordo*) 156
 Порядки
 — *Ascomycetidae* 232
 — *Basidiomycetes* 277
 — *Chytridiomycetes* 184
 — *Oomycetes* 171
 — *Zygomycetes* 193
 Посинение древесины 140
 Почкующиеся клетки 34
 Прередуция 75
 Прикладная микология 126
 Примордий (зачаток плодового тела) 305*
 Проаск 213
 Пробазидия 266*, 271*, 280
 — типы пробазидий 271*
 Прокариоты 11с, 12*, 39
 Проллиферирующий рост конидиеносца 64
 Промисцелий 71, 263, 266*
 Проспора 160*
 Протеаза 134
 Противогрибное действие (ср. также Антимикотики) 81, 98*, 144
 Протисты 7, 11, 12*, 13*, 92
 — грибоподобные 11, 12*, 13*, 31, 92, 158
 Протоктисты 11, 12*, 158с
 Протоплазмодий 164, 169
 Протостеригма 273*, 274
 Прототрофность 19
 Прототуникатная сумка 224
 Профаза 40*, 74*
 Профилактика 138, 143, 153
 Проферменты 83
 Прохламидоспора 36*, 56*, 66

- Пряжка, типы 220*, 263, 269
 Псевдоангиокарпное развитие 269
 Псевдогифа 36
 Псевдокапиллий 165
 Псевдоперидий 293, 295, 296*
 Псевдофиалида 202*
 Псевдоцистида 276
 Псилоцибин 104*, 126
 Псилоцин 104*, 126
 Психотропные вещества (галлюциногены) 104*, 108
 Психрофилия 19*
 Пузырчатая ржавчина пятииглых сосен 22, 295
 Пчела (*Apis mellifera*), известковая детка 237

 Разводимый шампиньон — см. Шампиньон двуспоровый
 Разложение питательных веществ 87сс
 Разнохозяйность 295
 Разнохозяйные ржавчинные грибы 141, 295
 Раскалывание (дрожжей) 209
 Распространение (гриба в растении) 141
 — устойчивость к распространению 143
 Растения (Plantae) 12*
 Расы, географические (локальные расы) — см. Географические расы 23
 Рафиноза 91
 Редукционное деление — см. Мейоз
 Резервуар — см. Эпидемиология, Экологическая ниша
 Рексолитическое разделение клеток 66*
 Реликтовые формы 15
 Ретикулум, эндоплазматический (ЭР) — см. Эндоплазматический ретикулум
 Ретрогрессивный рост конидиеносца 64
 Рефугии (экологические ниши) 23
 Рециклизация 130, 131
 Ржавчинные грибы (Uredinales) 15, 32, 142, 292сс.
 Рибит 94
 Рибонуклеиновая кислота (РНК) 42, 81
 Рибосома 39, 42
 Рибофлавин 99
 Ризоиды 53
 Ризоморфа (мицелиальный тяж) 54
 Ризопласт 42, 62*
 Ризосфера (прикорневая зона) 26
 Риноспоридиоз 151
 Рис 145
 РНК (рибонуклеиновая кислота) 42, 81
 Рокфор, сыр 133
 Рокфортин 111

 Роридин 110*, 146
 Ростовые вещества 96
 Руброкристин 109*
 Рубчиковое почкование 209

 Сагеноген 169*
 Сажистая плесень 259
 Сакэ 132, 133
 Сакэ-кодзи 132
 Сальтация 123
 Самостерильность 115, 117
 Самофертильность 115, 117
 Сапробионты, сапротрофы 11, 18
 Сатратоксин 110*
 Сахараза (инвертаза) 91
 Свет, индукция светом 20, 105
 Сегментами обмен 75, 114*, 116
 Секотиоидный тип базидиомы 267*, 268, 286
 Септальные поры 33*, 34*, 38*
 Септы, типы септ 31сс, 33*, 34*
 Сера 18, 101, 144
 Сетчатый плазмодий 169*
 Сёю 133
 Сидерамины 99
 Сии-таке 130
 Симбионты, симбиоз 11, 16
 Симподулоконидия 66, 68*
 Симптом 153
 «Синаптонемный комплекс» 113
 Синезеленые водоросли — см. Cyanobacteria
 Синнема
 Сиренин 104*, 106
 Система, систематика (ср. также Таксономия) 27, 156
 «Системные» фунгициды 144
 Склеропотеины 83
 Склеротий 33, 49, 56*, 57
 Скульптурированность стенок спор 47
 Слафрамин 111
 Слизевики (настоящие слизевики) — см. Mucomycota
 — клеточные — см. Acrasiales, Dictyostelidae
 — паразитические — см. Plasmodiophoromycota
 — сетчатые — см. Labyrinthulomycota
 Смена поколений 72
 Снежная плесень, черная — см. Черная снежная плесень
 Соматогамия 218, 267
 Сороген 165
 Сорус 60, 176
 Соя 17
 Спермаций 49, 64, 217, 292

- Спермогоний 58
Спиртовое брожение 92
Спора 21
Спорангиеносец 196
Спорангий 57, 60, 61*, 164, 195, 197*
Спорангиола 197*, 201
Спорангиоспора 57
Споридесмин 111
Споридий 264*, 266*
Споровая оболочка 47
Споровые растения (тайнобрачные) 12*
Спородохий 58
Спорокарп 49, 60, 161сс
Спорокладий 202
Споротрихоз 149, 154
Спорофит 71
Споруляция — см. Развитие, Размножение, Спороношение
Спорынья 142, 256
— алкалоиды спорыньи 104*, 109*, 126
Среда (биотоп) 16
Ставроспора 298, 299*
Стадии развития грибов 49, 116
Старение 123
Стенотермные организмы 19
Стереоидный тип базидиомы 267*
Стеригма 272*
Стерилизация 138
Стероидные антибиотики 104*, 107
Стероиды 87, 105
Стигма — см. Глазок
Столон (воздушная гифа) 24, 53*, 198
Стоматоподий 258, 259*
Стрептококки 137
Строма 57
Структурный белок 83
Сточные воды 131
Субикулум 231
Субстратная гифа, субстратный мицелий 49
Сульфонамиды 154
Сумка 60, 222
— битуникатная 224
— иноперкулятная 223
— оперкулятная 223
— прототуникатная 224
— унитуникатная 223
Сумки развитие 218
Сумкоспора — см. Аскоспора
Суспензор 196*
Сфероцит 286*
Сыр 133
— камамбер — см. Камамбер
— рокфор — см. Рокфор
Табак 17, 141
Таксономия (ср. также Систематика) 27, 156сс
Таксоны 12*, 13*
Таллические конидии (ср. также Таллоконидии) 63, 67
Таллогамия 182, 185*
Таллоконидия (таллоспора) 66*, 67*, 298
Таллом, дифференцировка 48
Текстиль 140
Текстура клеточной стенки 32
Текстура стенки апотеция *Leotiales* 245*, 246
Телейтоспороношение 293*
Телейтоспора 294*
Телеоморфа 69, 216, 267
Телофаза 40*, 74*
Температура, кардинальные пункты 19
Темпех 133
Терапия микозов 153
Термотолерантность 19*
Термофилия 19*
Тетраполярная совместимость 118
Токелау 152
 α -Токоферол 87
Токсины 106, 111
Томат 17
Тонопласт 43
Трама 269
Треморген 111
Треонин 82
Треониндезаминаза 82
Триптофан 96
Триспоровые кислоты 117, 118*
Трихогина 49, 73
Трихоспора 203*
Трихотецены 104*, 109, 110*, 111
Тропизмы 20
Трофофаза 77
Трутовики, трутовые грибы 281
Трюфели 241
Тубулин 42, 44
Тяж (*Hyphe*n**ü**ndel) 54
Убиквисты 18, 22
Углеводный обмен 90
УДФ 86
УДФ-ацетилглюкозамин 86, 98*
УДФ-галактоза 86
УДФ-глюкоза 86
Ультраструктура (тонкая структура) 27сс, 38
Уперизация 138, 139
Уредоспора 294
Уредоспороношение 294

Уридиндифосфат — см. УДФ
 Уроидная зона 166*
 Устоспора — см. Головневая спора

Фаллоидин 42
 Фанероплазмодий 164
 ФДФ (фруктозодифосфат, путь разложения) 91
 Феоспоры (окрашенные конидии) 299
 Ферментация 132
 Ферменты 81с, 88с, 130, 134
 — адаптивные 81с
 — конструктивные 82
 Феррихроцин 100*
 Фиалида 62, 63, 300*
 Фиалоконидии 63*, 69*
 Фиксация двуокиси углерода 92
 Филогения 14
 Фисцион, фисцион-9-антрон 109*
 Фитопатология — см. Болезни растений
 Флавинадениндинуклеотид (ФАД) 99
 Флавинмоноклеотид (ФМН) 99
 Флавицин 108*
 Фосфатиды 87
 6-Фосфоглюконовая кислота 90*, 92
 Фосфолипаза 87
 Фосфолипиды 87
 Фосфорилирование, окислительное 42
 Фототропизм 20
 Фрагмобазидия 273*, 276
 Фруктификативное развитие — см. Развитие
 Фруктозодифосфатный путь (гликолиз) 91
 Фузариотоксин 110*
 Фузидиновая кислота 107, 135
 Фукоза 86
 Фумагиллин 146
 Фумаровая кислота 135
 Фумигатин 146
 Фумитреморген 111
 Фунгистаз 101
 Фунгициды 97, 98*, 101, 144, 145
 Фуражные дрожжи (*Candida utilis*) 80, 132
 Хейлоцистида 275*
 Хемотаксономия 78
 Херес 133
 Хетомин 111
 Хиазма 75, 114*
 Хиастическая базидия 272*
 Хитин 83с, 84, 85, 171
 Хитиноидного кольца тип 223
 Хитинсинтетаза 86

Хитобиоза 84*
 Хитозан 85, 194
 Хитосома 29*, 43
 Хищные грибы 52
 Хламидоспора 33, 36*, 49, 55с, 198, 263
 Хлопок 17
 Холинфосфат 87*
 Хондриосома — см. Митохондрия
 Хроматиды 75, 114*
 Хромомироз 149
 Хромонема 114*
 Хромосома 39
 Хромосомный набор 124
 Хромосомы, спаривание 74, 113
 — элиминация 124

Царство (regnum) 156
 Целлобиоза 81, 84*
 Целлюлаза 81
 Целлюлоза 84*, 85, 86, 130, 140, 171
 Целомицеты 303
 Ценоцит 31
 Центриоль 42
 Центромера (кинетохор) 40*, 114*
 Центросома 42
 Цеома 296*
 Цефалоспорины 107, 135
 Цианобактерии (синезеленые водоросли, *Cyanobacteria*) 12*, 15, 16
 Циклогексимид (актидион) 81, 98*, 102, 145
 Цистида 275*, 276
 — гимениальная 275*, 276
 — трамальная 276
 Цитология (тонкая структура, ультраструктура) 27с, 38
 Цитохалазан 87, 110*, 111
 Цитохромы 83, 91, 93
 Цитрат — см. Лимонная кислота
 Цитреовиридин 111
 Цитринин 146
 Цитрусовые 17

Черная снежная плесень 19

Шампиньон двуспоровый (*Agaricus bisporus*) 129с, 131, 285

Шип 166, 168*

Щетинки 275*, 276

Эвкариоты 11с, 12*
 Эвкарпный таллом 159, 184
 Эвмицетома 149
 Эвритермные организмы 19

- Экзоаск (экзотуника) 224, 225*
Экзопептидаза 88
Экзоперидий 287, 288*
Экзотуника (экзоаск) 224, 225*
Экзофермент 83
Экологическая ниша 23
Экципул 239*, 240*
Эктопаразит 141
Эктопласт 274*
Эктострома 253
Элементарная мембрана (мембрана) 42
Эль (сорт пива) 134
Эмодин, эмодин-9-антрон 109*
Эндемизм 21
Эндоаск (эндотуника) 224, 225*
Эндоконидия 69*
Эндопаразит 141
Эндопептидаза 88
Эндоперидий 287, 288*
Эндоплазматический ретикулум (ЭР) 43, 61
Эндосимбиоз 14
Эндотуника (эндоаск) 224, 225*
Эндофермент 83
Энергида 38
Энтеробластическая конидия 63*, 64
Энтероталлическая конидия 64
Энтеротип конидий 64
Энтнера — Дудорова путь разложения 92
Энтострома 254
Эпидемии 152
Эпидемиология 152
Эпиполитиодиоксопиперазин (эпитиадикетопиперазин) 104*, 110*, 111
Эпифрагма 289*
ЭР — см. Эндоплазматический ретикулум
Эрготизм 146
Эритрит 94
Эритроглауцин 109*
Эталий 164
Этанол, этиловый спирт 26
Этиология 147
Эубактерии — см. Eubacteria
Эцидий 293*
Эцидиоспора 293*
Ядер слияние — см. Кариогамия
Ядерная оболочка (ядерная мембрана) 39, 40*, 41, 43, 74*
Ядерная плазма — см. Нуклеоплазма
Ядерные фазы, смена 73
Ядерный колпачок 42, 62*, 190*
Ядовитые грибы 128, 318
Ядро (karyon) 38, 39
Ядрышко (nucleolus) 38, 39, 40*, 41
Яйцеклетка — см. Оосфера

Оглавление

От переводчика	5
Предисловие к четвертому изданию	9
Предисловие к первому изданию	10
Общие аспекты микологии	11
Жизненные потребности и образ жизни грибов — экологические аспекты микологии	15
Минимальные потребности	15
Биоценозы (сообщества организмов)	16
Специфические потребности	18
Географическое распространение	21
Проявления жизнедеятельности грибов	23
Количественные аспекты микологии	25
Морфология и ультраструктура	27
Вегетативные структуры	28
Таллом из гиф	28
Почкующиеся клетки	34
Другие типы вегетативных талломов	37
Органеллы грибной клетки	38
Дифференцировка таллома	48
Особые органы вегетативного таллома	50
Органы репродуктивной фазы	55
Бесполое репродуктивные структуры (анаморфы)	55
Половые спороношения (телеоморфы)	69
Биохимия грибов	77
Макромолекулы грибной клетки	79
Нуклеиновые кислоты	79
Белки	81
Полисахариды	83
Фосфолипиды и элементарные мембраны	87
Превращения питательных веществ	88
Превращения низкомолекулярных веществ в ходе первичного метаболизма	90
Углеводный обмен	90
Аминокислотный обмен	95
Ростовые вещества и микроэлементы	96
Ингибирование обменных процессов	101
Вторичный метаболизм	103
Вторичные метаболиты с морфогенетическим действием	106
Вторичные метаболиты без морфогенетического действия	106
Наследственность	112
Менделизм	112
Гаплоидные грибы	113
Диплоидные грибы	120
Неменделевские механизмы наследования	122
Внехромосомная наследственность	122
Мутации	123
Гетерокариоз	124
Парасексуальность	125
Прикладная микология	126

Практическое применение. Грибы на службе человека	127
Съедобные грибы	127
Рециклизация	130
Ферментационные процессы с использованием грибов	132
Грибы как патогены вредителей растений	136
Вред грибов и его предотвращение	136
Порча пищевых продуктов	136
Разрушение грибами древесины	139
Разрушение текстиля и сходных изделий	140
Грибы как возбудители болезней растений	141
Грибы как возбудители болезней человека и животных	145
Мицетизм	145
Микотоксикозы	146
Микогенные аллергии	146
Микозы человека	147
Микозы животных	155
Система грибов и грибоподобных протистов	156
Грибоподобные протоктисты	158
Мухомycota	158
Мухомycetes (настоящие слизевика)	158
Protostelidae	160
Distyostelidae	161
Мухомycetidae	162
Ascrasiomycetes (клеточные слизевика)	165
Plasmodiophoromycota	166
Plasmodiophoromycetes (паразитические слизевика)	166
Labyrinthulomycota	169
Labyrinthulomycetes (сетчатые слизевика)	169
Oomycota	170
Oomycetes	170
Hyphochytriomycota	180
Hyphochytriomycetes	180
Chytridiomycota	181
Chytridiomycetes	181
Fungi	191
Zygomycota	191
Zygomycetes	194
Trichomycetes	203
Ascomycota	205
Endomycetes	206
Ascomycetes	211
Taphrinomycetidae	212
Laboulbeniomycetidae	214
Ascomycetidae	216
Basidiomycota	262
Ustomycetes	263
Basidiomycetes	266
Deuteromycota (Fungi imperfecti)	296
Литература	307
Книги и отдельные монографические работы	307
Общая микология	307
Микологическая систематика	311
Микологические журналы	314
Приложение. Ядовитые грибы и отравления грибами	318
Указатель латинских терминов	320
Предметный указатель	321

Учебное издание

Эмиль Мюллер, Вольфганг Лёффлер

МИКОЛОГИЯ

Заведующая редакцией
канд. биол. наук М. Д. Гроздова
Ведущий редактор Ю. Л. Амченков
Редактор Н. Ю. Плавинская
Художник А. Е. Волков
Художественные редакторы Н. В. Дубова, Л. М. Аленичева
Технический редактор Т. А. Максимова
Корректор Г. И. Герман

ИБ № 8401

Лицензия Л. Р. № 010174 от 22.01.92 г.

Сдано в набор 31.08.93. Подписано
к печати 11.04.95. Формат 60 × 90^{1/16}.
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Гарнитура таймс. Объем 10,75 бум. л.
Усл. печ. л. 21,50. Усл. кр.-отт. 21,50.
Уч.-изд. л. 24,84. Изд. № 4/9254. Тираж 3000 экз.
Зак. 869. С 069.

Издательство «Мир»
Комитета Российской Федерации по печати,
129820, ГСП, Москва, И-110, 1-й Рижский пер., 2

Можайский полиграфкомбинат
Комитета Российской Федерации по печати,
143200, г. Можайск, ул. Мира, 93